















LEHRBUCH

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTHIERE.

VON

Dr. OSCAR HERTWIG,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIRECTOR
des II. ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN.

FÜNFTE THEILWEISE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 384 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.



JENA.
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1896.

DR. OSCAR HERTWIG.

LEHRBUCH

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTHIERE.

FÜNFTE AUFLAGE.



LEHRBUCH

DER

ENTWICKLUNGSGESCHICHTE

DES

MENSCHEN UND DER WIRBELTHIERE.

VON

DR. OSCAR HERTWIG,

O. Ö. PROFESSOR DER ANATOMIE UND VERGLEICHENDEN ANATOMIE, DIRECTOR DES II. ANATOMISCHEN INSTITUTS DER UNIVERSITÄT BERLIN.

FÜNFTE THEILWEISE UMGEARBEITETE AUFLAGE.

MIT 384 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 2 LITHOGRAPHISCHEN TAFELN.

JENA.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1896.

Vorwort zur ersten Auflage.

„Die Entwicklungsgeschichte ist der wahre Lichtträger für Untersuchungen über organische Körper."
C. E. v. Baer, Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere (Bd. I, S. 231).

Obwohl die Entwicklungsgeschichte der Thiere neben der Zell- und Gewebelehre einen der jüngsten Zweige morphologischer Forschung darstellt, ist sie doch im Laufe von 60 Jahren zu einem kräftigen und stattlichen Baume herangewachsen. Durch zahlreiche entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen ist das Verständniss vom Bau der Organismen in hohem Maasse vertieft worden. Auch das Studium des menschlichen Körpers hat aus denselben reichen Nutzen gezogen. Immer mehr findet die Entwicklungsgeschichte in den neueren anatomischen Lehrbüchern (Gegenbaur, Schwalbe) bei der Darstellung der einzelnen Organsysteme Berücksichtigung. In wie hohem Grade auf diese Weise Vieles lichtvoller und anziehender beschrieben werden kann, lehren am besten die Abschnitte über Gehirn, Auge, Herz u. s. w., wie man bei einem Vergleich älterer und neuerer anatomischer Lehrbücher leicht erkennen wird.

Wenn man im Allgemeinen nun auch davon überzeugt ist, dass die Entwicklungsgeschichte „einen Grundstein unseres Verständnisses organischer Formen" bildet, so wird ihr gleichwohl noch nicht die ihrer Bedeutung entsprechende Aufmerksamkeit geschenkt; namentlich ist sie noch nicht in dem Maasse, wie es sein sollte, unentbehrlicher Bestandtheil eines abgerundeten, medicinischen und naturwissenschaftlichen Unterrichts geworden. Zum Theil mag die Ursache für diese Erscheinung darin zu suchen sein, dass in den Kreisen der Studirenden vielfach das Studium der Entwicklungsgeschichte für besonders schwierig und ein Verständniss derselben für mühsam gehalten wird. Und so wagen sich Viele nicht in das anscheinend dunkle Gebiet.

Aber sollte wirklich die Entwicklung eines Organismus schwieriger zu verstehen sein als der fertige, complicirte Bau?

In gewissem Grade ist dies der Fall gewesen zu einer Zeit, als über viele der wichtigsten Entwicklungsvorgänge, wie über die Keimblätter-, Urwirbelbildung u. s. w., noch die verschiedensten, sich widerstreitenden Meinungen herrschten, mit welchen der Vortragende zu rechnen hatte, und als viele Processe in ihrem Wesen und ihrer Bedeutung noch nicht verstanden waren. Aber Dank den Ergebnissen der vergleichenden Embryologie ist die Zahl der unverständlichen Vorgänge mit jedem Jahre mehr verringert und in demselben Maasse das Studium der Entwicklungsgeschichte auch für den Anfänger erleichtert worden.

Im Wesen des Entwicklungsprocesses liegt es jedenfalls nicht, dass er schwieriger zu verstehen sein sollte, als der Bau der vollendeten Formen. Denn jede Entwicklung beginnt mit einem einfachsten Zustand, aus welchem sich der complicirtere Schritt für Schritt ableiten und erklären lässt. —

Da ich seit 12 Jahren selbst das Studium der Entwicklungsgeschichte mit Vorliebe getrieben und mich mit ihm theils in jährlich wiederkehrenden, akademischen Vorträgen, theils in einer Reihe von wissenschaftlichen Untersuchungen beschäftigt habe, ist früh der Wunsch in mir wachgerufen worden, der Entwicklungsgeschichte einen breiteren und festeren Boden im Unterricht zu gewinnen und ihr in weiteren Kreisen von Medicinern und naturwissenschaftlich Gebildeten Eingang zu verschaffen. Aus diesem Bestreben ist das vorliegende Lehrbuch entstanden, das sich zur Aufgabe gesetzt hat, insbesondere den complicirten Bau des menschlichen Körpers durch Erkenntniss seiner Entwicklung verständlicher zu machen.

Zur Lösung meiner Aufgabe habe ich in dem vorliegenden Lehrbuch die vergleichende Forschungsmethode in den Vordergrund gestellt. Dadurch sehe ich mich in keinem Gegensatz zu einer anderen Richtung der embryologischen Forschung, welche den Schwerpunkt in die physiologische oder mechanische Erklärung der thierischen Körperformen legt. Eine solche Richtung halte ich für voll berechtigt und einer vergleichend-morphologischen Richtung so wenig entgegengesetzt, dass ich vielmehr glaube, dass erstere durch letztere die nachhaltigste Förderung in ihren Aufgaben erfahren kann.

Auch in vorliegendem Lehrbuch wird man finden, dass der mechanisch-physiologischen Erklärung der Formen volle Beachtung geschenkt worden ist. Man vergleiche den Abschnitt über die Zelltheilung und das 4. Capitel: „Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprincipien“, in welchem über das Gesetz des ungleichen Wachsthums und über die Processe der Faltenbildung und Ausstülpung gehandelt wird.

Bei der Darstellung der einzelnen Entwicklungsprocesse ist im Grossen und Ganzen nur das Wichtige ausgewählt, Nebensächliches weggelassen worden, um so die Einführung in das entwicklungsgeschichtliche Studium zu erleichtern. Bei fundamentalen Theorieen bin ich auf ihre Geschichte ausführlicher eingegangen, da es von hohem Interesse ist und unter Umständen anregend wirkt, wenn man sieht, auf welchem Wege der derzeitige Stand einer wissenschaftlichen Frage erreicht worden ist. In schwebenden Streitfragen habe ich zwar die Ansichten, welche mir die am meisten berechtigten zu sein scheinen, der Darstellung hauptsächlich zu Grunde gelegt, dabei aber auch entgegengesetzte Auffassungen nicht unerwähnt gelassen.

Zahlreiche, in den Text gedruckte Abbildungen, sowie einige in Farbendruck hergestellte Tafeln werden zum leichteren Verständniss der einzelnen Entwicklungsvorgänge wesentlich beitragen.

Somit übergebe ich das Lehrbuch Aerzten und Studirenden der Medicin und Naturwissenschaften mit dem Wunsch, dass es das Studium der Entwicklungsgeschichte in weiteren Kreisen fördern und erleichtern und dadurch auch zu einem tieferen Verständniss vom Bau unseres eigenen Körpers beitragen möge.

Jena, October 1886.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur zweiten Auflage.

Die freundliche Aufnahme, welche das Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere gefunden hat, ist ein Zeichen für das erhöhte Interesse, welches gegenwärtig diesem Zweig der Morphologie entgegengebracht wird.

Nachdem vor Jahresfrist der erste Theil des Lehrbuchs erschienen ist, hat sich bereits schon während des Druckes des zweiten Theils die Nothwendigkeit der Veranstaltung einer neuen Auflage ergeben.

In dieser sind tiefgreifendere Veränderungen nicht vorgenommen worden; dagegen hat an einigen Stellen der Text eine Erweiterung durch Berücksichtigung von mehreren neu erschienenen Arbeiten gefunden: so der Abschnitt über die ersten Entwicklungsvorgänge des Eies (Weismann, Blochmann); der Abschnitt über die Entstehung des Gefässsystems (Rabl, Rückert); der Abschnitt über die Entwicklung der Eihäute (Duval, Osborn); der Abschnitt über die menschliche Placenta (Kastschenko, Waldeyer, Ruge).

Da der zweite Theil des Lehrbuchs erst soeben erschienen ist, konnte er in die zweite Auflage unverändert herübergenommen werden.

Ferner schien es mir zweckmässig, die Literaturübersichten, welche in der ersten Auflage am Schluss des ganzen Werkes zusammengestellt sind, in der zweiten Auflage an den Schluss der einzelnen Capitel zu vertheilen. Endlich ist eine neue Zugabe das Sachregister, welches eine raschere Orientirung über die einzelnen Gegenstände erleichtern und so der Gebrauchsweise zu Gute kommen wird.

Möge das Buch auch in dieser Form sich neue Freunde sowohl unter den Studirenden der Medicin und Naturwissenschaften, als auch bei allen Denen erwerben, welche den naturwissenschaftlichen Studien Liebe und Verständniss entgegenbringen.

Jena, Februar 1888.

Oscar Hertwig.

Vorwort zur dritten Auflage.

In den zwei Jahren, die seit dem Erscheinen der zweiten Auflage dieses Lehrbuches verflossen sind, hat unsere Kenntniss von der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, Dank den zahlreichen Untersuchungen, die alljährlich veröffentlicht werden, manche wichtige Bereicherung erfahren. Als daher die Aufgabe an mich herantrat, eine dritte Auflage des Lehrbuches vorzubereiten, musste ich an vielen Orten grössere Veränderungen vornehmen. So hat das zweite und dritte Capitel über den Befruchtungs- und Furchungsprocess des Eies durch Darstellung der wichtigen Entdeckungen, die am Ei von Ascaris megalocephala gemacht worden sind, eine Erweiterung erfahren. Eine ganz neue Fassung habe ich dem neunten Capitel über die Entwicklung von Bindesubstanz und Blut, ferner dem Abschnitt über die Entstehung der Harnorgane und über die Entwicklung des peripheren Nervensystems, endlich der Lehre von der Entwicklung des Herzens und des Venensystems gegeben. Aber auch an anderen Stellen wird man die verbessernde Hand vielfach wahrnehmen.

Eine wesentliche Bereicherung hat die dritte Auflage durch 30 neue Abbildungen erfahren, die ich den Untersuchungen von van Beneden, Boveri, Duval, Flemming, Hermann, His, Born, Gegenbaur, Nagel, van Wijhe, Graf Spee, Bonnet, Keibel entnommen habe. Durch das freundliche Entgegenkommen von Herrn Professor van Beneden war ich

auch in den Stand gesetzt, aus seiner bis jetzt noch nicht erschienenen grösseren Arbeit über die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens drei Figuren für mein Lehrbuch zu benutzen. Durch die Vermehrung der Figurenzahl hoffe ich das Verständniss vieler Entwicklungsprocesse noch mehr erleichtert zu haben.

Und so schliesse ich dieses Vorwort zur dritten Auflage, indem ich allen Denen meinen Dank abstatte, die mich freundlich unterstützt haben, insbesondere auch dem Herrn Verleger, der mir bei der weiteren Ausstattung des Lehrbuchs bereitwilligst entgegengekommen ist.

Berlin, März 1890.

Oscar Hertwig.

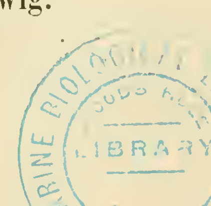
Vorwort zur vierten Auflage.

Seit dem Erscheinen der dritten Auflage im Jahre 1890 hat mein Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte eine weitere Verbreitung gefunden, indem es in mehrere Sprachen übersetzt worden ist, in das Französische durch Dr. Charles Julin in Liège (1891), und in das Englische durch Professor Mark in Cambridge (1892). Eine italienische Uebersetzung ist in Vorbereitung begriffen.

Die zahlreichen und ausgedehnten Untersuchungen, die jährlich auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte veröffentlicht werden, haben auch bei der vorliegenden vierten Auflage zum Theil eingreifendere Veränderungen, zum Theil kleine Zusätze nothwendig gemacht. So haben namentlich das zweite Capitel über die Reifeerscheinungen des Eies, den Vergleich der Ei- und Samenbildung und den Befruchtungsprocess, ferner das sechste Capitel über das mittlere Keimblatt (Urmundtheorie), endlich die Abschnitte über die Entstehung des Afters, des Urogenitalsystems, des peripheren Nervensystems, die Segmenttheorie des Kopfes u. s. w. eine neue Darstellung erfahren. Hierdurch sowie durch die Aufnahme von 23 neuen Abbildungen habe ich auch bei Herausgabe dieser vierten Auflage des Lehrbuchs mich bemüht, den in den letzten drei Jahren erfolgten Fortschritten auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte gerecht zu werden.

Berlin, Februar 1893.

Oscar Hertwig.



Vorwort zur fünften Auflage.

Obschon seit der Herausgabe der vierten Auflage dieses Lehrbuches noch nicht zwei Jahre verflossen sind, hat doch fast jedes einzelne Gebiet der Entwicklungsgeschichte bald mehr, bald weniger zahlreiche neu erschienene Arbeiten aufzuweisen, die unserem Wissen manche Bereicherung gebracht haben. Da erwächst denn für den Verfasser eines Lehrbuches die oft nicht leichte Aufgabe, sich zu entscheiden, wo er überall die verbessernde Hand anlegen soll, um Fortschritten gerecht zu werden. Dass dies nicht überall in gleichem Maasse geschehen kann, wird jeder Einsichtige verstehen. Denn wie eine neue Anschauung in diesem oder jenem Theilgebiet oft erst durch fortgesetzte bestätigende und erweiternde Untersuchungen sich allgemeine Geltung verschafft, so findet sie auch in ein Lehrbuch nicht immer von Anfang an gleich Eingang. Auch ist nicht immer jedes Neue das Bessere. Selbst manches mit Beifall Aufgenommene findet zuweilen schon nach Jahresfrist eine andere Beurtheilung, wie zum Beispiel gleich die Lehre von der „Quadrille des centres“ zeigt.

Dies bitte ich den freundlichen Leser wohlwollend berücksichtigen zu wollen, wenn er findet, dass dieses oder jenes Capitel nach seiner Ansicht eine veränderte Fassung hätte erfahren können.

Dass es, wie in früheren Auflagen, so auch in dieser mein Bestreben gewesen ist, im Lehrbuche die Fortschritte der Wissenschaft mit zum Ausdruck zu bringen, wird man in den verschiedensten Abschnitten erkennen. Das Problem der Reductionstheilung, die Rolle des Centrosoma beim Befruchtungsprocess, die Entwicklung des mittleren Keimblattes bei Reptilien und Säugethieren, der Bau des Chorions, die Entstehung der Muskelfasern aus den Ursegmenten, die Genese und Beschaffenheit der embryonalen, rothen Blutkörperchen, die Entwicklung der Harnblase und der äusseren Geschlechtsorgane etc. sind Abschnitte, welche theils ergänzende Zusätze, theils eine vollständige Umarbeitung gefunden haben. Ganz neu ist ferner der Abschnitt: „Experimente und Theorieen über die Bedeutung der erstgebildeten Furchungszellen und einzelner Theile des Eies für die Organbildung des Embryo.“ Auch in der Aufnahme von 22 neuen Abbildungen, durch welche die Gesammtzahl der Figuren auf 384 gestiegen ist, wird man eine durch das freundliche Entgegenkommen des Herrn Verlegers ermöglichte Bereicherung und bessere Ausstattung der fünften Auflage erblicken.

Zum Schluss sei noch hervorgehoben, dass das Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte in mehrfacher Hinsicht eine Ergänzung finden soll in dem „Grundriss der allgemeinen Anatomie und Physiologie“, von welchem vor zwei Jahren der erste Theil, die Zelle, erschienen ist.

Ueber die Stellung und Beziehung beider Bücher zu einander habe ich mich schon im Vorwort zur Zelle in folgenden Sätzen ausgesprochen:

„Im Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere habe ich die Gesetze darzustellen versucht, welche die thierische Formbildung beherrschen, die Gesetze, nach denen sich das Zellenmaterial, welches durch fortgesetzte Theilung aus der befruchteten Eizelle entsteht, durch ungleichmässiges Wachsthum, durch complicirte Faltenbildung und Einstülpung in Keimblätter und schliesslich in die einzelnen Organe sondert.“ „Neben der Massenvertheilung und Anordnung des Zellenmaterials oder neben der morphologischen Differenzirung spielt sich nun aber im Entwicklungsleben noch eine zweite Reihe von Processen ab, welche man als die histologische Differenzirung zusammenfassen kann. Durch letztere wird das schon morphologisch gesonderte Zellenmaterial überhaupt erst in den Stand gesetzt, die verschiedenen Arbeitsleistungen zu verrichten, in welche sich der Lebensprocess des fertig entwickelten Gesammtorganismus zerlegen lässt.“

„Im „Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte“ konnte auf die zweite, mehr physiologische Seite des Entwicklungsprocesses aus Zweckmässigkeitsgründen nicht näher eingegangen werden. Insofern bildet „die Anatomie und Physiologie der Zelle und der Gewebe“, wie ich oben sagte, eine nothwendige Ergänzung und ein Seitenstück zu ihm. Dies wird dem Leser schon in dem ersten Theil des Lehrbuches, welcher allein die Zelle zum Gegenstand hat, bemerkbar werden. Denn nicht nur findet sich im siebenten Capitel eine ausführliche Darstellung der Anatomie und Physiologie der Zeugung, welche in letzter Instanz, wie des Näheren ausgeführt ist, „ein reines Zellenphänomen ist“, sondern es handelt auch noch am Schluss das neunte Capitel, betitelt: „die Zelle als Anlage eines Organismus“, ausführlich von den älteren und neueren Vererbungstheorieen.“

„Noch mehr aber wird der zweite Theil des Buches, welcher die Lehre von den Geweben umfasst und welchen ich in nicht allzulanger Zeit zu veröffentlichen hoffe, eine Ergänzung zur „Entwicklungsgeschichte“ bilden. Denn es wird in ihm neben der Beschreibung der Gewebe ein besonderes Gewicht auf ihre Entstehung oder Histogenese und auf die physiologischen Ursachen der Gewebebildung gelegt werden; damit wird dann auch die zweite Seite des Entwicklungsprocesses, die histologische Differenzirung, ihre Darstellung finden.“

Berlin, October 1895.

Oscar Hertwig.

Inhalt.

Zweiter Haupttheil.

Vierzehntes Capitel.

Fünfzehntes Capitel.

Sechzehntes Capitel.

Siebzehntes Capitel.



Einleitung.

Die individuelle Entwicklungsgeschichte oder Ontogenie (Embryologie) ist die Lehre vom Werden eines Organismus; sie hat die Formveränderungen, welche ein Organismus von seiner Entstehung im Ei bis zu seiner völligen Ausbildung durchläuft, zu beschreiben und in ihrem gesetzmässigen Zusammenhange darzustellen. Als den Anfang des Entwicklungsprocesses können wir für die Wirbelthiere wie für alle höheren Thiere überhaupt die Befruchtung der Eizelle betrachten.

Bei der Darstellung der mit der Befruchtung beginnenden Veränderungen der Eizelle kann man zwei verschiedene Methoden wählen.

Bei der einen Methode legt man der Darstellung einen bestimmten Organismus zu Grunde und beschreibt von Stunde zu Stunde, von Tag zu Tag die Veränderungen, die sein Keim vom Augenblick der Befruchtung an erfährt. In dieser Weise ist die Entwicklungsgeschichte des Hühnchens von C. E. von Baer in seinem classischen Werk und von Foster und Balfour in ihren Grundzügen der Entwicklungsgeschichte der Thiere bearbeitet worden. Die Methode hat den Vortheil, dass der Leser ein Bild von der Gesammtbeschaffenheit eines Organismus in den einzelnen Stadien seiner Entwicklung erhält.

Ein derartiges Lehrbuch eignet sich namentlich für solche, welche die Entwicklungsgeschichte eines einzelnen Thieres, wie z. B. des Hühnchens, aus eigener Anschauung durch Nachuntersuchung kennen lernen wollen. Dagegen is es weniger geeignet für denjenigen, der ein zusammenhängendes Bild von der Entwicklung der einzelnen Organe, des Auges, des Herzens, des Gehirns u. s. w., erhalten will. Denn die Bildung derselben wird ja an verschiedenen Orten bei Beschreibung jüngerer und älterer Embryonen abgehandelt. Der Leser muss, um sich einen Ueberblick über den Entwicklungsgang eines Organes zu verschaffen, an verschiedenen Stellen des Lehrbuchs nachschlagen und sich das hierauf Bezügliche zusammenstellen.

Für den Anfänger und für die Bedürfnisse des theoretischen Unterrichts in der Entwicklungsgeschichte empfiehlt sich die zweite Methode, welche die einzelnen Organe für sich der Reihe nach betrachtet

und die Veränderungen, welche ein einzelnes Organ während der Entwicklung von Anfang bis zu Ende zu durchlaufen hat, im Zusammenhang darstellt. In dieser Weise ist die Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere von KÖLLIKER geschrieben.

Die zweite Methode ist zugleich auch die einzig anwendbare, wenn es darauf ankommt, die Entwicklung mehrerer Organismen vergleichend zu untersuchen und die Lücken, die in unserer Erkenntniss des einen bestehen, durch das, was wir von nahe verwandten Thieren wissen, auszufüllen. In dieser Lage aber befinden wir uns, wenn wir uns ein Bild von der Entwicklung des menschlichen Körpers verschaffen wollen. Eine Darstellung, welche sich allein auf das, was wir vom Menschen wissen, beschränken wollte, würde sehr zahlreiche und grosse Lücken aufweisen. Denn bis jetzt hat noch keines Menschen Auge gesehen, wie das menschliche Ei befruchtet wird, wie es sich theilt, wie sich die Keimblätter bilden, wie sich die erste Anlage der wichtigsten Organe vollzieht. Gerade über den Zeitraum der ersten drei Wochen, in welchen sich die verschiedenartigsten, grundlegenden Entwicklungsprocesse abspielen, wissen wir so gut wie gar nichts; auch ist wenig Aussicht vorhanden, dass in dieser Beziehung eine Aenderung so bald eintreten wird. Für eine vollständige Entwicklungsgeschichte des Menschen im strengen Sinne des Wortes wird daher vielleicht niemals die Zeit gekommen sein.

Indessen sind die sich hier ergebenden Lücken in einer anderen, unser Wissensbedürfniss gleichfalls befriedigenden Weise auszufüllen. Das Studium der verschiedensten Wirbelthiere lehrt uns, dass sie sich nach einem gemeinsamen Plane entwickeln, dass die ersten Entwicklungsprocesse in allen principiell wichtigen Punkten übereinstimmen, und dass Verschiedenheiten, die uns hier und da entgegentreten, durch Ursachen untergeordneter Art, wie durch einen grösseren Gehalt der Eizelle an Dotter, hervorgerufen werden.

Wenn wir sehen, dass die erste Anlage des centralen Nervensystems, des Auges, der Wirbelsäule, der Eingeweide etc. bei den Säugethieren im Ganzen ebenso wie bei den Amphibien, Vögeln und Reptilien geschieht, so ist der Schluss sehr naheliegend und gerechtfertigt, es werde von dieser allgemeinen Erscheinung auch der Mensch in seiner Entwicklung keine Ausnahme machen. So werden wir beim Studium der Entwicklungsgeschichte von selbst auf die vergleichende Methode hingeführt. Was wir von der Entwicklung des Menschen der Natur der Sache nach nicht erfahren können, suchen wir durch die Untersuchung anderer Wirbelthiere zu erschliessen.

In früheren Jahrzehnten war das Ei des Hühnchens das bevorzugte Object, an welchem die zahlreichsten und vollständigsten Beobachtungsreihen gewonnen wurden. In den letzten 20 Jahren hat sich die Forschung auch den Säugethieren, bei deren Untersuchung die grössten Schwierig-

keiten zu überwinden sind, sowie den Reptilien, Amphibien, Fischen etc. zugewendet. Erst durch die Beobachtung so verschiedenartiger Objecte ist Klarheit in viele Vorgänge gebracht worden, die bei Betrachtung des Hühnchens allein uns in ihrem Wesen unverständlich geblieben waren. Denn erst so lernte man das Allgemeine und Wichtige vom Nebensächlichen und Unwichtigen unterscheiden und die Entwicklungsgesetze in ihrer Allgemeinheit verstehen.

Ich werde mich daher auch in diesem Lehrbuch nicht an ein einzelnes Object, wie an das Ei des Hühnchens oder des Kaninchens, halten, sondern von allgemeineren, vergleichenden Gesichtspunkten aus darzustellen suchen, was wir durch ausgedehnte Untersuchungsreihen bisher über das Wesen des Befruchtungs- und des Furchungsprocesses, der Keimblätterbildung etc. als gesetzmässig erkannt haben.

Indessen erwarte man kein Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte! Zweck und Aufgabe ist in erster Reihe, die Entwicklung und den Bau des menschlichen Körpers verstehen zu lernen. Was wir darüber wissen, ist vor allen Dingen in den Vordergrund gestellt und die Entwicklungsgeschichte der übrigen Wirbelthiere nur, soweit es zu dem angedeuteten Zwecke erforderlich war, herangezogen und gleichsam ausgenutzt worden.

In die von mir in Aussicht genommene Eintheilung des entwicklungsgeschichtlichen Materials nach den einzelnen Organsystemen lässt sich eine grosse Reihe von Vorgängen, mit denen die Entwicklung beginnt, nicht einordnen, da am Anfang im Keim die Anlagen zu bestimmten, später gesonderten Organen nicht erkennbar sind. Ehe es zur Organbildung überhaupt kommt, sondert sich erst das Ei in zahlreiche Zellen; diese ordnen sich darauf in einzelne grössere Complexe, die man die Keimblätter oder die Primitivorgane des Embryo genannt hat. Ferner werden bei den höheren Wirbelthieren einzelne Organe gebildet, die nur für das embryonale Leben von Bedeutung sind und später wieder verloren gehen, die Eihüllen nämlich und die Eianhänge. Alle derartigen Vorgänge werden wir im Zusammenhang für sich besonders behandeln. Hiernach können wir unser Thema in zwei Hauptabschnitte zerlegen, von welchen der erste über die Anfangsprocesse der Entwicklung und über die embryonalen Hüllen, der zweite über die Entstehung der einzelnen Organsysteme handeln wird.

Um Vorgerückteren ein tieferes Studium und ein Eindringen in die embryologische Literatur zu erleichtern, wird am Schluss der einzelnen Capitel eine Uebersicht über die wichtigeren Originalarbeiten gegeben werden. Dagegen mögen Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte gleich hier Erwähnung finden.

Hand- und Lehrbücher.

G. VALENTIN. Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen mit vergleichender Rücksicht der Entwicklung der Säugethiere und Vögel. Berlin 1845.

BISCHOFF. Entwicklungsgeschichte der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1842.

H. RATHKE. Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Leipzig 1861.

A. KÖLLIKER. Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Akademische Vorträge. Leipzig 1861. Zweite, ganz umgearbeitete Auflage. Leipzig 1879.

Derselbe. Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Zweite Auflage. Leipzig 1884.

SCHENK. Lehrbuch der vergleichenden Embryologie der Wirbelthiere. Wien 1874.

E. HAECKEL. Anthropogenie oder Entwicklungsgeschichte des Menschen. Leipzig 1874. Vierte Auflage. 1891.

M. FOSTER und F. M. BALFOUR. The elements of embryology. Part I. (Hühnchen). London 1874. 2. edit. by ADAM SEDGWICK and WALTER HAEPE 1883. Deutsche Uebersetzung durch KLEINENBERG. Leipzig 1876.

W. HIS. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.

F. M. BALFOUR. Handbuch der vergleichenden Embryologie. Aus dem Englischen übersetzt von Dr. C. VETTER. Jena 1881. Zwei Bände.

G. ROMITI. Lezioni di embriogenia umana e comparata dei vertebrati. Siena 1881. 82. 88.

W. PREYER. Specielle Physiologie des Embryo. 1883. 84.

C. K. HOFFMANN. Grondtrekken der vergelijkende Ontwikkelingsgeschiedenis van de gewervelde Dieren. Leiden 1884.

M. DUVAL. Atlas d'embryologie. Paris 1888.

BONNET. Grundriss der Entwicklungsgeschichte der Haussäugethiere. 1891.

KORSCHELT und K. HEIDER. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. (Engl. transl. Pt. I. 1895.)

PRENANT. Éléments d'embryologie de l'homme et des vertébrés. 1891.

SCHÄFER. Embryology. Quain's elements of anatomy. 1890.

CHARLES SEDG. MINOT. Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen. Deutsche Uebersetzung von KAESTNER. Leipzig 1894.

R. S. BERGH. Vorlesungen über allgemeine Embryologie.

ERSTER HAUPTTHEIL.



ERSTES CAPITEL.

Beschreibung der Geschlechtsproducte.

Ei- und Samen-Zelle.

Die Entwicklung eines neuen Geschöpfes kann bei den meisten Thieren und ausnahmslos bei allen Wirbelthieren nur dann stattfinden, wenn von zweien durch ihr Geschlecht unterschiedenen Individuen Fortpflanzungsstoffe, vom Weibe das Ei und vom Manne das Samenkörperchen oder der Samenfaden, ausgeschieden werden, und wenn dieselben zu geeigneter Zeit in Folge des Zeugungsactes zur Vereinigung kommen.

Ei und Samenfaden sind einfache Elementartheile oder Zellen, die in besonderen drüsigen Organen, die Eizellen in den Eierstöcken des Weibes und die Samenzellen in den Hoden des Mannes, gebildet werden. Nach Eintritt der Geschlechtsreife lösen sie sich zu bestimmten Zeiten in den Geschlechtsorganen aus dem Verbande mit den übrigen Zellen des Körpers los und bilden unter geeigneten Entwicklungsbedingungen, unter denen die Vereinigung der beiden Geschlechtszellen die wichtigste ist, den Ausgangspunkt für einen neuen kindlichen Organismus.

Mit den Eigenschaften der beiderlei Geschlechtsproducte werden wir uns daher zunächst bekannt zu machen haben.

1. Die Eizelle.

Das Ei ist die weitaus grösste Zelle des thierischen Körpers. Seine einzelnen Bestandtheile hat man zu einer Zeit, wo man von seiner Zellennatur noch nichts wusste, mit besonderen, noch jetzt üblichen Namen belegt. Den Inhalt bezeichnete man als Eidotter oder Vitellus, den Zellenkern als Vesicula germinativa oder Keimbläschen, dessen Entdeckung durch den Physiologen Purkinje geschah; die Kernkörperchen oder Nucleoli nannte man Keimflecke oder Maculae germinativae (Wagner), die Zellenmembran endlich die Dotterhaut oder Membrana vitellina. Alle diese Theile weichen in nicht unerheblicher Weise von der gewöhnlichen Beschaffenheit des Protoplasma und des Kerns der meisten thierischen Zellen ab.

Fig. 1. **Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms** (etwa 300 Mal vergrössert). Das grosse Keimbläschen zeigt in einem Netzwerk von Fäden, dem Kernnetz, einen Keimfleck oder Nucleolus.

Der **Eidotter** (Fig. 1 und 5 *nd*) sieht selten, wie das Protoplasma der meisten

Zellen, homogen, schleimig und durchscheinend aus, gewöhnlich ist er undurchsichtig und grobkörnig. Es rührt dies daher, dass die Eizelle während ihrer Entwicklung im Eierstock Nahrungsmaterialien oder Reservestoffe in sich ablagert. Dieselben bestehen aus Fett, aus Eiweisssubstanzen und aus Gemischen von beiden und werden je nach ihrer Form als grössere und kleinere Dotterkugeln, Dotterplättchen u. s. w. beschrieben. Sie werden später, wenn der Entwicklungsprocess im Gange ist, allmählich zum Wachsthum und zu der Vermehrung der embryonalen Zellen aufgebraucht. Die Grundmasse des Eies, in welche die eben angeführten Reservestoffe eingebettet sind, ist das Protoplasma, die physiologisch interessanteste und wichtigste Substanz, da in ihr sich, wie wir aus vielen Erscheinungen schliessen, die hauptsächlichen Lebensprocesse abspielen. Man muss also im Dotter 1) das Protoplasma und 2) die in ihm aufgespeicherten Reservestoffe von chemisch verschiedener Natur (das Deutoplasma von VAN BENEDEN) unterscheiden.

Wenn die Reservestoffe im Ei sehr reichlich abgelagert worden sind, so kann durch sie die eigentlich wichtige Substanz, das Protoplasma, fast ganz verdeckt werden (Fig. 5 und 6). Es füllt alsdann die kleinen Lücken zwischen den dicht zusammengedrängten Dotterkugeln, Dotter-Schollen oder Plättchen wie der Mörtel zwischen den Steinen eines Mauerwerks aus und erscheint auf einem Durchschnitt nur als ein zartes Netzwerk, in dessen kleineren und grösseren Maschen die Dotterbestandtheile liegen. Nur an der Oberfläche des Eies ist stets das Eiplasma als eine mehr oder weniger dicke, zusammenhängende Rindenschicht vorhanden.

Das **Keimbläschen** lagert gewöhnlich in der Mitte des Eies; es stellt das grösste Kerngebilde des thierischen Körpers dar, dessen Durchmesser im Allgemeinen mit der Grösse des Eies zunimmt. So erreicht es z. B. in den grossen Eiern der Amphibien, Reptilien und Vögel solche Dimensionen, dass es ohne jede Vergrösserung leicht gesehen und mit Nadeln für sich isolirt werden kann.

Das Keimbläschen (Fig. 1 und 2) grenzt sich gegen den Dotter durch eine oft deutlich darzustellende, feste Membran ab, welche verschiedene Inhaltsbestandtheile: den Kernsaft, das Kernnetz, die Kernkörper und fädige, aus Nuclein bestehende Gebilde (Nucleinfäden) umschliesst. Der **Kernsaft** ist flüssiger als der Dotter, meist im frischen Zustand wasserhell und nimmt, wenn er durch Zusatz von Reagentien geronnen ist, nur wenig oder gar keine Farbstoffe in sich auf. Er wird von einem Netzwerk zarter Fäden (*kn*) durchsetzt, die aus Linin gebildet sind und sich an die Kernmembran anheften. In diesem Netzwerk sind dann die Kernkörper oder **Keimflecke** (*kf*) eingeschlossen, kleine, meist kug-

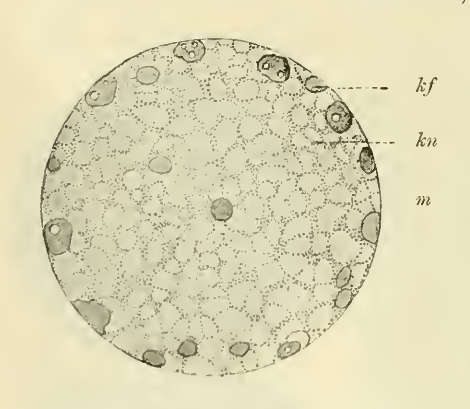


Fig. 2. **Keimbläschen eines noch unreifen, kleinen Froscheies.** Es zeigt in einem dichten Kernnetz (*kn*) sehr zahlreiche, meist wandständige Keimflecke (*kf*) *m* Kernmembran.

lige, homogene, glänzende Gebilde, die aus Kernsubstanz oder Nuclein bestehen. Vom Protoplasma unterscheidet sich das Nuclein (abgesehen von einigen anderen chemischen Reactionen) namentlich dadurch, dass es sehr begierig Farbstoffe, wie Carmin, Hämatoxylin, Anilin etc., in sich aufnimmt, daher es auch von FLEMMING den Namen „Chromatin" erhalten hat.

Die Anzahl der Keimflecke ist in den einzelnen Keimbläschen eine sehr verschiedene, aber für die einzelnen Arten der Eier ziemlich gleich bleibende; bald ist nur ein einziger Keimfleck (Fig. 1), bald sind ihrer mehrere oder sehr viele vorhanden (Fig. 2 *kf*). Je nachdem kann man mit AUERBACH uninucleoläre, pluri- und multinucleoläre Keimbläschen unterscheiden.

Ein weiterer und zwar ausserordentlich wichtiger Bestandtheil des Keimbläschens sind in grösserer und vielleicht genau bestimmter Zahl vorkommende, feinste, aus Chromatin bestehende Fäden, die in Windungen den Kernraum durchsetzen (Fig. 3). Sie sind zuerst im Eierstocksei von Siredon durch FLEMMING, später bei anderen Amphibien durch OSKAR SCHULTZE und BORN, im unreifen Hühnerei durch HOLL und im Ei der Selachier durch RÜCKERT nachgewiesen worden. An letzterem Object hat sich ihre Anzahl auf 60—72 bestimmen lassen.

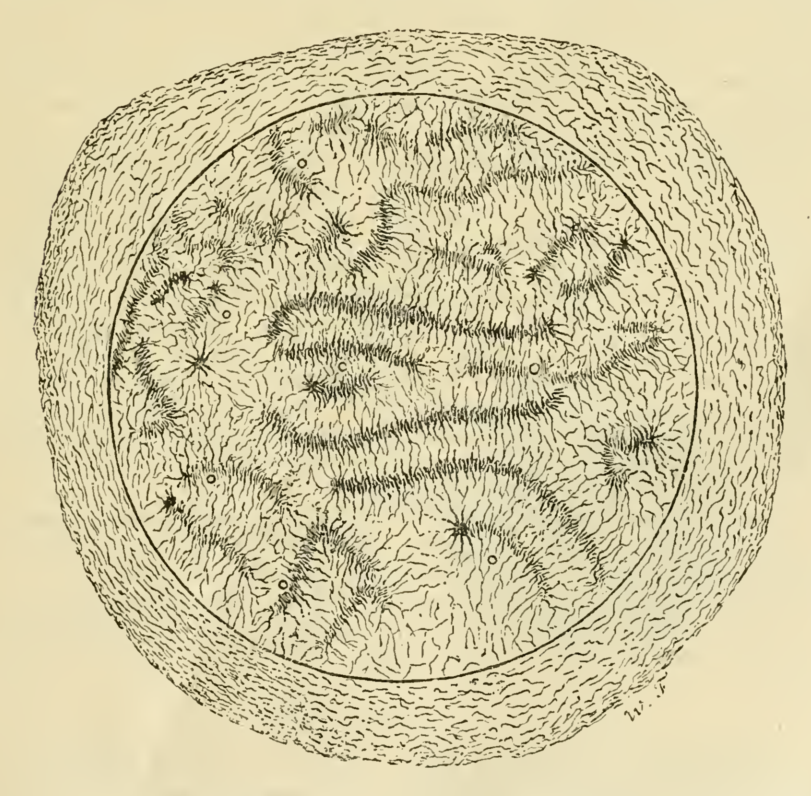


Fig. 3. **Junges Eierstocksei von Siredon pisciformis**, nach FLEMMING. Quergestrichelte Gerüststränge im Kern. — Nucleolen klein (in älteren Eiern grösser), rund, zum Theil in dickeren Strängen gelegen, zum Theil nicht so. Sie sind hier im Zinkdruck nur als Kreischen angedeutet.

Nach Born zeigt ein solcher feiner Faden einen sehr complicirten Verlauf, indem er (Fig. 4) vielfache Schleifen bildet, die in querer Richtung zusammengelegt sind, in ähnlicher Weise wie der Samengang im Nebenhoden.

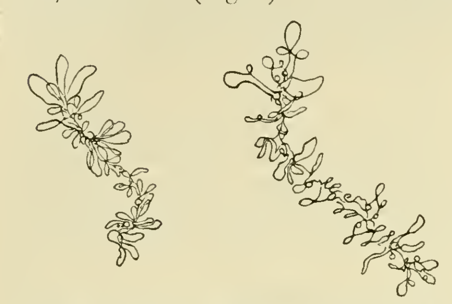


Fig. 4. **Zwei Stücke von Chromatinfadensträngen aus dem Keimbläschen eines Eierstockseies von Triton taeniatus**, nach Born. Das Ei hat einen Durchmesser von 3/4 mm. Das centrale Keimbläschen maass 1/4 mm.

An ihrer Oberfläche werden ferner die Eier von schützenden **Hüllen** umschlossen, deren Anzahl und Beschaffenheit im Thierreich sowohl als auch innerhalb der Wirbelthiere eine ausserordentlich verschiedenartige sein kann. Die Hüllen theilen wir, wie es Ludwig gethan hat, am besten nach ihrer Entstehungsweise in zwei Gruppen ein, in die primären und in die secundären Eihüllen. Primäre Eihüllen sind solche, welche entweder von der Eizelle selbst oder innerhalb des Eierstockes und des Eifollikels von den Follikelzellen gebildet werden. Die vom Eidotter ausgeschiedenen nennt man Dotterhaut, Membrana vitellina, die vom Follikelepithel gebildeten Chorion. Als secundäre Eimembranen sind alle zu bezeichnen, welche erst ausserhalb des Eierstocks durch Ausscheidungen von Seiten der Wandung des Ausführungsapparates ihre Entstehung nehmen.

Im Einzelnen betrachtet weichen die Eier der verschiedenen Thierarten in hohem Grade von einander ab, so dass sie wohl als die für die Art am meisten characteristischen thierischen Zellarten betrachtet werden müssen. Ihre Grösse, welche auf die geringere oder grössere Ansammlung von Reservestoffen zurückzuführen ist, schwankt so sehr, dass bei einzelnen Thieren die Eizellen eben noch als kleine Pünktchen wahrgenommen werden können, während sie bei anderen die ansehnlichen Dimensionen eines Hühner- oder sogar eines Strausseneies erreichen. Die Form ist meist kuglig, seltener oval oder cylindrisch. Andere Verschiedenheiten entstehen durch die Art und Weise, wie Eiprotoplasma und Reservestoffe beschaffen und im Eiraum vertheilt sind; dazu kommt die wechselnde, feinere Structur des Keimbläschens und die grosse Verschiedenartigkeit der Eihüllen.

Einige dieser Verhältnisse sind für die weitere Entwicklungsweise der Eizellen von grösserer Bedeutung. Man hat sie als Princip für eine **Eintheilung der so verschiedenen Arten der Eier** benutzt.

Am zweckmässigsten theilt man die Eier in zwei Hauptgruppen, in einfache und in zusammengesetzte Eier ein, von welchen die ersteren wieder in mehrere Untergruppen zerfallen.

A. Die einfachen Eier.

Einfache Eier nennen wir solche, die sich in einem Eierstock aus einer einzigen Keimzelle entwickeln. Zu ihnen gehören die Eier aller Wirbelthiere und der meisten Wirbellosen.

In der ersten Hauptgruppe ergeben sich nach der Art und Weise, wie Protoplasma und Reservestoffe im Eiraum vertheilt

sind, drei für die Gestaltung der ersten Entwicklungsprocesse sehr bedeutungsvolle Modificationen.

Im einfachsten Falle sind die Reservestoffe, die gewöhnlich nur in geringerer Menge in dem entsprechend kleinen Ei vorhanden sind, mehr oder minder gleichmässig im Protoplasma vertheilt (Fig. 1). In anderen Fällen hat sich von diesem ursprünglichen Zustand aus eine massenhafte Zunahme des Dotters und eine Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der beiden oben unterschiedenen Eisubstanzen entwickelt. An bestimmten Stellen des Eiraums hat sich das Protoplasma, an anderen Stellen das Material der Reservestoffe in grösserer Menge angesammelt. Es hat sich somit ein Gegensatz zwischen protoplasmareicheren und protoplasmaärmeren Abschnitten der Eizelle herausgebildet. Eine stärkere Ausbildung dieses Gegensatzes hat einen ausserordentlich grossen und tiefgreifenden Einfluss auf die ersten Entwicklungsprocesse, welche sich nach der Befruchtung an der Eizelle vollziehen. Es treten nämlich die Veränderungen, welche wir später als Furchungsprocess zusammenfassen werden, nur an dem protoplasmareicheren Abschnitt des Eies ein, während der grössere, an Reservestoffen reichere Abschnitt scheinbar ganz unverändert bleibt und nicht in Zellen zerlegt wird. Hierdurch wird während der Entwicklung der schon im ungetheilten Ei vorhandene Gegensatz ein ungleich grösserer und springt mehr in die Augen. Der eine Theil des Eies geht Veränderungen ein, zerlegt sich in Zellen und bildet aus diesen die einzelnen Organe, der andere Theil bleibt mehr oder minder unverändert und wird allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht. Nach dem Vorgang von Reichert hat man den protoplasmareicheren Theil des Dotters, auf den die Entwicklungsprocesse beschränkt bleiben, als Bildungsdotter und den anderen als Nahrungsdotter bezeichnet.

Die ungleiche Vertheilung von Bildungsdotter (Vitellus formativus) und von Nahrungsdotter (Vitellus nutritivus) vollzieht sich im Eiraum in zwei verschiedenen Weisen.

In dem einen Falle (Fig. 5) sammelt sich der Bildungsdotter an einem Pole des Eies zu einer flachen Keimscheibe (*k.sch*) an. Die Scheibe ist, da ihr specifisches Gewicht ein geringeres als dasjenige des am entgegengesetzten Pole angehäuften Nahrungsdotters (*n.d*) ist, stets nach oben gekehrt und breitet sich auf letzterem gleichsam wie ein Oeltropfen auf dem Wasser aus. Das Ei hat also hier eine polare Differenzirung erfahren; es muss in der Ruhelage wegen der ungleichen Schwere der beiden Pole stets ein- und dieselbe Stellung einnehmen. Die ungleichen Pole unterscheidet man: den nach oben gerichteten, leichteren Pol mit der Keimscheibe als den animalen (*A.P*), den nach ab-

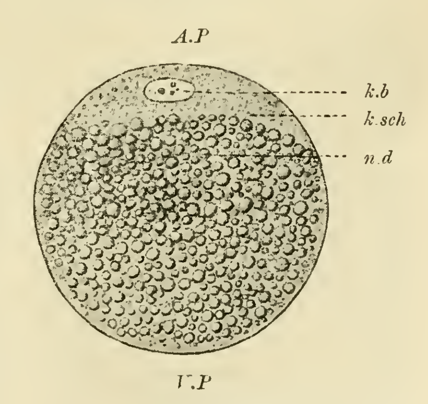


Fig. 5. **Schema eines Eies mit polständigem Nahrungsdotter.** Der Bildungsdotter bildet am animalen Pole *A.P* eine Keimscheibe *k.sch*, in welcher das Keimbläschen *k.b* eingeschlossen ist. Der Nahrungsdotter *n.d* füllt den übrigen Eiraum nach dem vegetativen Pol (*V.P*) zu aus.

wärts gekehrten, schwereren und dotterreicheren als den vegetativen (*V.P*). Die polare Differenzirung der Eier ist bei den Wirbelthieren häufig anzutreffen; besonders deutlich ist sie in der Klasse der Knochenfische, der Reptilien und der Vögel ausgeprägt.

In dem zweiten Falle (Fig. 6) sammelt sich der Bildungsdotter (*b.d*) an der ganzen Oberfläche des Eies an und umgiebt als gleichmässig dicke, feinkörnige Rindenschicht, Keimhaut, den central gelegenen Nahrungsdotter (*n.d*). Das Ei ist central differenzirt. Anstatt polständig, ist hier der Nahrungsdotter mittelständig. Ein derartiges Verhalten wird bei den Wirbelthieren niemals angetroffen, ist aber für die Arthropoden characteristisch.

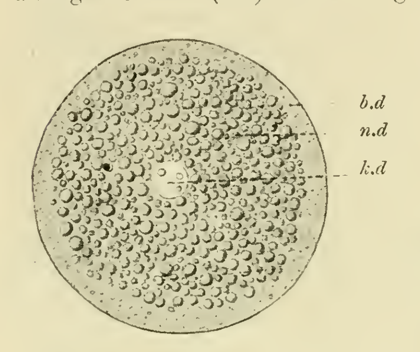


Fig. 6. **Schema eines Eies mit mittelständigem Nahrungsdotter.** Das Keimbläschen *k.b* nimmt die Mitte des Nahrungsdotters (*n.d*) ein, welcher von einem Mantel von Bildungsdotter (*b.d*) eingehüllt wird.

Um die drei Modificationen in der Vertheilung der verschiedenen Eisubstanzen zu unterscheiden, hat sich Balfour der Ausdrücke alecithal, telolecithal und centrolecithal bedient. Alecithale nennt er die Eier, in welchen nur eine sehr geringe Menge von Reservestoffen im Protoplasma mehr oder minder gleichmässig vertheilt ist, telolecithale solche, bei denen das Dottermaterial am vegetativen Pole angesammelt ist, centrolecithale solche, bei denen die Ansammlung im Centrum erfolgt ist. Im Folgenden werden wir 1) von dotterarmen Eiern mit gleichmässig vertheilten Reservestoffen, 2) von Eiern mit polständigem Dottermaterial und 3) von Eiern mit mittelständigem Dottermaterial sprechen (polar und central differenzirte Eier).

Es wird jetzt zweckmässig sein, das eben Gesagte an typischen Beispielen zu erläutern, und wählen wir hierzu die Eier der Säugethiere, der Amphibien, der Vögel und der Arthropoden, auf welche wir auch später bei der Darstellung der weiteren Entwicklungsvorgänge öfters wieder zurückkommen werden.

Das Ei der Säugethiere und des Menschen ist ausserordentlich klein, indem es durchschnittlich nur 0,2 mm misst. Es ist daher auch erst in unserem Jahrhundert im Jahre 1827 durch Carl Ernst v. Baer entdeckt worden, nachdem man früher die viel grösseren Graaff'schen Follikel des Eierstocks, in welchen die viel kleineren, wahren Eier erst eingeschlossen sind, für die letzteren fälschlicher Weise gehalten hatte. Das Säugethierei (Fig 7) besteht hauptsächlich aus feinkörniger, protoplasmatischer Substanz, welche dunkle, fettähnliche Kügelchen und Körner (Deutoplasma) einschliesst und je nach ihrer Menge trübe und undurchsichtig wird. Das Keimbläschen (*k.b*) enthält in ein Kernnetz (*k.n*) eingelagert einen grösseren Keimfleck (*k.f*) mit einigen kleineren Nebenflecken. Die Eihülle heisst Zona pellucida (*z.p*), weil sie als eine verhältnissmässig dicke und helle Lage den Dotter umgiebt; sie ist eine primäre Hülle, denn sie wird innerhalb des Graaff'schen Bläschens von den Follikelzellen ausgeschieden. Bei stärkeren Vergrösserungen erscheint die Zona pellucida (*z.p*) radiär gestreift; sie wird

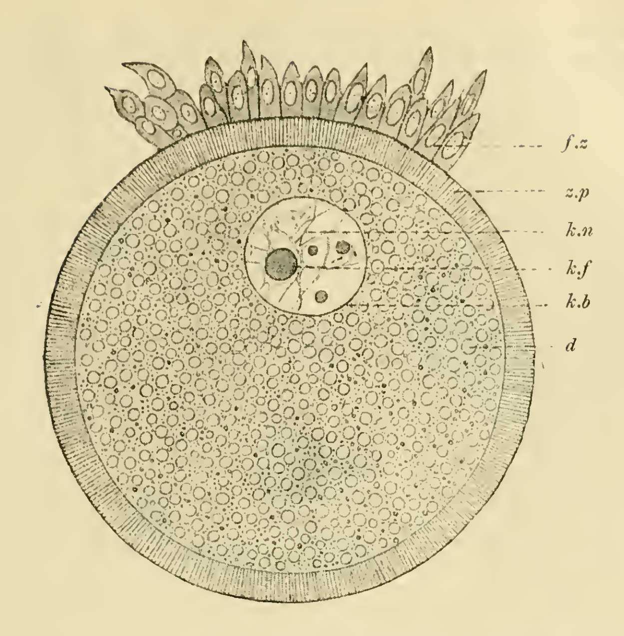


Fig. 7. **Ei aus einem 2 mm dicken Follikel des Kaninchens** nach WALDEYER. Dasselbe ist von der Zona pellucida (*z.p*) umgeben, welcher an einer Stelle Follikelzellen (*f.z*) aufsitzen. Der Dotter enthält Körner von Deutoplasma (*d*). In das Keimbläschen *k.b* ist das Kernnetz (*k.n*) besonders eingezeichnet, welches einen grossen Keimfleck (*k.f*) einschliesst. (Vergrösserung Hartnack $^{3}/_{9}$.)

nämlich von zahlreichen Porenkanälchen durchsetzt, in welche, solange das Ei im GRAAFF'schen Follikel verweilt, feinste Fortsätze der Follikelzellen (*f.z*), wahrscheinlich zum Zweck der Ernährung und des Wachsthums des Eiinhalts, eindringen und mit dem Eiplasma verschmelzen. (RETZIUS).

Dem Ei der Säugethiere ist das menschliche Ei nach Grösse, Beschaffenheit seines Inhalts und Art seiner Hüllen ausserordentlich ähnlich. Doch kann es immerhin, wie die sorgfältigen Untersuchungen von NAGEL ergeben haben, an besonderen, geringfügigen Merkmalen erkannt werden. Während beim Kaninchen glänzende, fettähnliche Kügelchen den Dotter trüben, behält das menschliche Ei auf allen Entwicklungsstufen seine Durchsichtigkeit, so dass man auch am lebenden Object alle anatomischen Einzelheiten auf das Genaueste erkennen kann. Der Dotter ist in zwei Schichten gesondert. In der inneren Schicht liegt vornehmlich das Dottermaterial; es veranlasst hier im Gegensatz zu den meisten Säugethiereiern nur eine geringfügige Trübung, da es theils aus mattglänzenden, theils aus stark lichtbrechenden Krümelchen gröberer und feinerer Natur besteht; doch ist es nicht möglich, eine Abgrenzung der einzelnen Bestandtheile gegen einander zu erkennen, so wie es der Fall ist bei Säugethieren und niederen Thieren, wo man Körner und deutliche Tropfen mit grosser Leichtigkeit sieht. Die äussere Schicht oder Randzone des Dotters ist feinkörniger und noch durchsichtiger als die centrale und schliesst das Keimbläschen mit einem grossen Keimfleck ein, an welchem NAGEL amöboide Bewegungen beobachten konnte. Die Zona pellucida ist auffallend breit und gestreift und vom Dotter durch

einen kleinen (perivitellinen) Spaltraum getrennt. Ihrer Oberfläche haften, wenn das Ei aus dem GRAAFF'schen Bläschen isolirt wird, zwei bis drei Lagen von Follikelzellen an, welche mit ihren Längsdurchmessern in radiärer Richtung, wie allgemein bei Säugethieren, um das Ei herum angeordnet sind und diesem Umstand den von BISCHOFF eingeführten Namen Corona radiata verdanken. Das menschliche Ei misst ohne Follikelepithel im Mittel 0,17 mm.

Mit dem Ei der Säugethiere stimmen in ihrer Grösse und in der Art, wie Protoplasma und Reservestoffe noch gleichmässig im Eiraum vertheilt sind, die Eier vieler Würmer, Mollusken, Echinodermen und Coelenteraten überein.

Einen Uebergang von den dotterarmen Eiern mit gleichmässig vertheilten Reservestoffen zu den Eiern mit deutlich ausgeprägter und äusserlich erkennbarer, polarer Differenzirung bilden die als zweites Beispiel aufgeführten Eier der Amphibien; sie haben schon sehr reichlich Nahrungsmaterial in sich abgelagert und dadurch eine sehr beträchtliche Grösse erlangt. Das Froschei z. B. ist von dicht zusammengepressten, fettglänzenden Dotterschollen und Dotterplättchen durch und durch erfüllt. Das Protoplasma breitet sich theils zwischen den Plättchen als Netzwerk aus, theils bildet es an der Oberfläche des Eies eine dünne Rindenschicht. Bei näherer Prüfung lässt sich indessen bereits hier der Beginn einer polaren Differenzirung auf das Deutlichste erkennen; sie giebt sich darin kund, dass an einem Pol, der zugleich durch oberflächliche Pigmentablagerung schwarz erscheint, die Dotterplättchen kleiner und von reichlicherem Protoplasma eingehüllt sind, und dass in Folge dessen auch schon geringe Verschiedenheiten im specifischen Gewicht zwischen der pigmentirten und der unpigmentirten Eihälfte, die man auch als animale und als vegetative unterscheidet, wahrzunehmen sind. Wird das Froschei befruchtet und in das Wasser abgelegt, so richtet sich stets binnen kurzer Zeit die pigmentirte animale Hälfte nach oben, weil sie die leichtere ist.

Das Keimbläschen (Fig. 2) lagert im unreifen Ei in der Mitte, ist ausserordentlich gross, mit blossem Auge zu sehen und multinucleolär, indem 100 und mehr grosse Keimflecke (*k.f*) dicht unter der Kernmembran vertheilt sind. Die Hüllen zeigen im Vergleich zum Säugethierei eine Vermehrung, da sich zu einer im Follikel gebildeten Zona pellucida (Zona radiata) später noch eine secundäre Hülle, eine dicke, von der Eileiterwandung ausgeschiedene, klebrige, im Wasser ausserordentlich quellende Gallertschicht hinzugesellt.

Die bei den Amphibien gleichsam noch in Entwicklung begriffene polare Differenzirung tritt uns in unserem dritten Beispiel, dem Ei eines Vogels, scharf ausgeprägt entgegen.

Man muss die Eizelle des Huhnes oder irgend eines anderen Vogels, um ein richtiges Bild von ihrer Beschaffenheit zu gewinnen, noch im Eierstock aufsuchen in dem Augenblicke, wo sie ihr Wachsthum vollendet hat und im Begriff steht, sich aus dem Follikel abzulösen. Man lernt dann, dass sich in dem traubenförmigen Eierstock nur der kuglige Eidotter, das sogenannte Gelbei, entwickelt, welches für sich eine ausserordentlich grosse Zelle darstellt (Fig. 8a). Das „Gelbei" wird von einem dünnen, aber ziemlich festen Häutchen, der Dotterhaut (*d.h*), eingeschlossen, deren Verletzung ein Ausfliessen des weichen, breiigen Inhalts zur Folge hat. An letzterem wird man bei genauerer Untersuchung einen kleinen, weisslichen Fleck, die Keimscheibe (*k.sch*) (Discus proligerus,

auch Hahnentritt oder Narbe, Cicatricula, genannt) entdecken. Die Keimscheibe ist an der Eikugel stets nach oben gekehrt, da sie aus der leichteren Substanz besteht, aus Bildungsdotter, einem feinkörnigen Protoplasma mit kleinen Dotterkügelchen, an welchem sich der Furchungsprocess allein vollzieht. Sie liegt also immer am animalen Pol unmittelbar unter der Dotterhaut und hat etwa einen Durchmesser von 3 bis 4 mm. In der abgeplatteten Keimscheibe findet sich auch das Keimbläschen [Fig. 8 a (*k.b*) und Fig. 8 b (*x*)] welches gleichfalls etwas abgeplattet und linsenförmig ist.

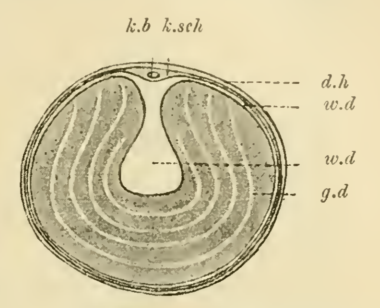


Fig. 8 a. **Eizelle (Eidotter) des Huhns aus dem Eierstock.** *k.sch* Keimscheibe, *k.b* Keimbläschen, *w.d* weisser Dotter, *g.d* gelber Dotter, *d.h* Dotterhaut.

Die übrige Hauptmasse der Eizelle ist der Nahrungsdotter; er setzt sich aus zahllosen Dotterkügelchen zusammen, die durch geringe Spuren von Protoplasma, wie durch einen Kitt, verbunden werden. Ueber seine feinere Structur erhält man Aufschluss durch dünne Durchschnitte, welche senkrecht zur Keimscheibe durch die gehärtete Dotterkugel anzufertigen sind. Man kann dann nach Verschiedenheiten der Färbung und der elementaren Zusammensetzung den weissen und den gelben Nahrungsdotter unterscheiden (Fig. 8 a).

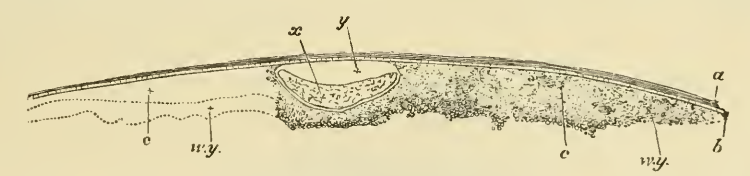


Fig. 8 b. **Durchschnitt der Keimscheibe eines noch in der Kapsel eingeschlossenen reifen Eierstockseies,** nach Balfour. *a* Bindegewebskapsel des Eies; *b* Epithel der Kapsel, an dessen Innenseite auf dem Ei die Dotterhaut liegt; *c* körnige Substanz der Keimscheibe; *w.y* weisser Dotter, der unmerklich in die feinkörnige Substanz der Keimscheibe übergeht; *x* das von einer deutlichen Membran umgebene, aber geschrumpfte Keimbläschen; *y* ursprünglich vom Keimbläschen eingenommener, durch seine Schrumpfung leer gewordener Raum.

Der weisse Dotter (*w.d*) ist nur in spärlicher Menge in der Eizelle vorhanden und stellt einen dünnen Ueberzug auf der ganzen Oberfläche, die weisse Dotterrinde, her; zweitens sammelt er sich unter der Keimscheibe, für welche er gleichsam ein Bett oder Polster bildet (Pander'scher Kern), in etwas grösserer Menge an und dringt drittens von hier aus in Form eines Zapfens in den gelben Dotter bis zum Centrum der Kugel vor, wo er kolbenartig anschwillt (Latebra, Purkinje). Beim Kochen des Eies gerinnt er weniger und bleibt weicher als der gelbe Dotter. Dieser lässt in geronnenem Zustand auf dem Durchschnitt eine Schichtung erkennen, indem er sich aus kleineren und grösseren Kugelschalen zusammensetzt, die um die Latebra herumgelegt sind.

Auch in der Beschaffenheit ihrer elementaren Theilchen sind beide Dotterarten von einander verschieden. Der gelbe Dotter besteht aus weichen, dehnbaren Kügelchen (Fig. 9 *A*) von 25 bis 100 μ Grösse, die

durch zahlreiche, feinste Körnchen ein punktirtes Aussehen erhalten. Die Elemente des weissen Dotters sind meist kleiner (Fig. 9 *B*), ebenfalls kugelig, schliessen aber ein oder mehrere grössere, stark lichtbrechende Körner ein. An der Grenze zwischen beiden Dotterarten kommen Kügelchen vor, die einen Uebergang vermitteln.

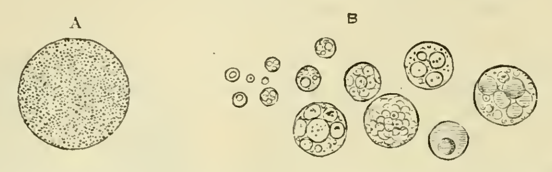


Fig. 9. **Dotterelemente aus dem Ei des Huhns**, nach Balfour. *A* Gelber Dotter. *B* Weisser Dotter.

Von dem so beschaffenen Eierstocksei unterscheidet sich das nach aussen abgelegte Hühnerei (Fig. 10) in seinem Aussehen. Dies rührt daher, dass um den Eidotter, wenn er sich aus dem Ovarium ablöst und von dem Ausführweg des weiblichen Geschlechtsapparates oder dem Eileiter aufgenommen wird, von den Wandungen des letzteren mehrere secundäre Umhüllungen, das Eiweiss oder Albumen, die Schalenhaut und die Kalkschale, abgelagert werden. Jeder der 3 Theile wird in einem besonderen Abschnitt des Eileiters der Henne gebildet. Der Eileiter zerfällt nämlich in 4 Abschnitte: 1) in einen engen, flimmernden Anfangstheil, in welchen die aus dem Eierstock ausgetretene Eizelle aufgenommen wird, um von den daselbst angesammelten Samenfäden befruchtet zu werden, 2) in einen mit Längsfalten bedeckten, drüsigen

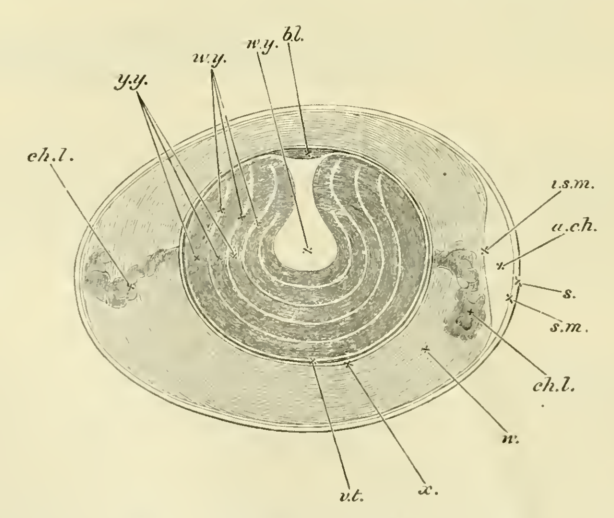


Fig. 10. **Schematischer Längsschnitt eines unbebrüteten Hühnereies.** (Nach Allen Thomson, etwas verändert.) *bl.* Keimscheibe, *w.y* weisser Dotter; derselbe besteht aus einer centralen, flaschenförmigen Masse und einer Anzahl concentrisch den gelben Dotter *y.y* umgebender Schichten; *v.t* Dotterhaut; *x.* etwas flüssige Eiweissschicht, welche den Dotter unmittelbar umgiebt; *w.* Eiweiss, aus abwechselnd dichteren und flüssigeren Lagen zusammengesetzt; *ch.l.* Chalazen (Hagelschnüre); *a.ch.* Luftkammer am stumpfen Ende des Eies; sie ist einfach ein Zwischenraum zwischen den beiden Schichten der Schalenhaut; *i.s.m.* innere, *s.m.* äussere Schicht der Schalenhaut; *s.* Schale.

Abschnitt, von welchem das Eiweiss secernirt und in dicker Schicht um den Dotter ausgebreitet wird, 3) in einen etwas ausgeweiteten, mit kleinen Zotten bedeckten Theil, dessen Zellen Kalksalze ausscheiden und so die Bildung der Kalkschale veranlassen, 4) in einen engeren und kurzen Abschnitt, durch welchen das Ei bei der Ablage, ohne weiter verändert zu werden, rasch hindurchtritt.

Die vom Eileiter nach einander gelieferten Umhüllungen haben folgende Beschaffenheit:

Das Eiweiss oder Albumen (*w*) stellt ein Gemisch mehrerer Stoffe dar; es enthält nach chemischen Analysen 12 % Eiweisstoffe, 1,5 % Fett und andere Extractivstoffe, 0,5 % Salze (Chlorkalium, Chlornatrium, Sulphate und Phosphate), 86 % Wasser. Es umgibt in mehreren Schichten von wechselnder Consistenz den Dotter. Eine ihm ziemlich dicht auflagernde Schicht ist fester und noch deswegen besonders bemerkenswerth, weil sie sich in zwei eigenthümliche und aus sehr dichter Eiweissubstanz bestehende, spiralig aufgerollte Stränge (*ch.l*), die Hagelschnüre oder Chalazen, fortsetzt, welche sich durch das Albumen hindurch zu dem stumpfen und zu dem spitzen Pole des Eies begeben.

Das Eiweis wird nach aussen von der dünnen, aber festen, aus verfilzten Fasern zusammengesetzten Schalenhaut (*s.m*) (Membrana testae) eingeschlossen. Sie ist in zwei Lamellen zerlegbar, in eine äussere, dickere und festere, und in eine dünnere, glatte, innere Lamelle. Beide weichen am stumpfen Pole des Eies bald nach seiner Ablage auseinander und schliessen zwischen sich einen mit Luft gefüllten Hohlraum ein (*a.ch*), die Luftkammer, welche sich während der Bebrütung immer mehr vergrössert und für die Athmung des sich entwickelnden Hühnchens von Bedeutung ist.

Die Schale endlich oder Testa (*s*) legt sich an die Schalenhaut dicht an und besteht aus 2 % einer organischen Grundlage, in welche 98 % Kalksalze abgelagert sind. Sie ist porös, von kleinen Kanälchen durchsetzt, durch welche die atmosphärische Luft in das Innere des Eies eindringen kann. Die Porosität der Kalkschale ist für die normale Entwicklung des Eies ein unbedingtes Erforderniss, da nur bei immer erneuter Sauerstoffzufuhr die Lebensprocesse im Protoplasma sich abspielen können. Man wird in kurzer Zeit den Tod des bebrüteten Eies hervorrufen, wenn man die Porosität der Kalkschale dadurch vernichtet, dass man sie mit Oel durchtränkt oder mit Firniss die Poren verschliesst.

B. Die zusammengesetzten Eier.

Zusammengesetzte Eier finden sich nur in wenigen Abtheilungen der wirbellosen Thiere, wie bei den Cestoden, Trematoden etc. vor: sie bieten uns das Bemerkenswerthe dar, dass sie sich durch Zusammenfügen mehrerer Zellen aufbauen, die sich in zwei verschiedenen Drüsen des weiblichen Geschlechtsapparates, in dem Keimstock und in dem Dotterstock, bilden. Im Keimstock entwickelt sich die Eizelle im engeren Sinne. Sie ist hier immer sehr klein und besteht fast nur aus Protoplasma. Wenn sie bei ihrer Reife sich aus ihrer Umgebung ablöst und in die Ausführwege geräth, muss sie an der Ausmündung des Dotterstocks vorbeipassiren; hier gesellt sich nun zu ihr eine Anzahl von Dotterzellen, welche durch Einlagerung von Reservestoffen

in das Protoplasma trüb und grobkörnig aussehen und die Mitgift bilden, welche dem sich entwickelnden Keim vom mütterlichen Organismus auf den Weg gegeben wird. Das Ganze wird darauf von einer oder mehreren secundären Eihüllen eingeschlossen und stellt das zusammengesetzte Ei dar. In diesem spielen sich die Entwicklungsprocesse einzig und allein an der einfachen Keimzelle ab, welche vom Keimstock abstammt, allein befruchtet wird und sich theilt, während die Dotterzellen allmählich zerfallen und als Nährmaterial aufgebraucht werden. Insofern erleidet bei näherer Prüfung auch hier das allgemeine Gesetz keine Ausnahme, dass der kindliche Organismus seinen Ursprung aus einer einzigen Zelle des mütterlichen Körpers nimmt.

2. Die Samenfäden.

Im Gegensatz zu den Eiern, welche die grössten Zellen des thierischen Körpers sind, stellen die Samenzellen oder Samenfäden (Spermatozoën) die kleinsten Elementartheile dar; sie sind in grösster Menge in der männlichen Samenflüssigkeit angehäuft, können in ihr aber nur bei stärkeren Vergrösserungen, meist als feine sich bewegende Fäden, gesehen werden. Da jede Zelle wenigstens aus zwei Theilen besteht, nämlich aus Kern und Protoplasma, so werden wir diese Theile auch hier aufzusuchen haben, wobei wir uns an die Beschreibung der menschlichen Samenfäden und der Samenfäden von Salamandra maculata halten wollen.

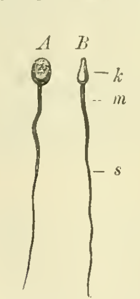


Fig. 11. Reife Samenfäden des Menschen in zwei verschiedenen Ansichten. Sie bestehen aus Kopf (*k*), Mittelstück (*m*) und Schwanz (*s*). 500mal vergr.

Beim Menschen sind die Fäden (Fig. 11) etwa 0,05 mm lang und lassen einen das Vorderende bezeichnenden, kurzen und dicken Abschnitt, den Kopf (*k*), einen langen, dünnen, fadenförmigen Anhang (*s*), den Schwanz, und zwischen beiden noch das Mittelstück (*m*) unterscheiden.

Der Kopf (*k*) hat die Form eines ovalen Plättchens, das auf beiden Flächen ein wenig napfartig ausgehöhlt und nach dem Vorderende zu etwas dünner ist. Von der Seite (*B*) gesehen, gewinnt er eine gewisse Aehnlichkeit mit einer platt gedrückten Birne. In chemischer Hinsicht wird er, wie mikrochemische Reactionen lehren, aus Kernsubstanz (Nucleïn oder Chromatin) gebildet. Mit ihm verbindet sich durch einen kurzen, als Mittelstück (*m*) bezeichneten Theil der lange, fadenartige Anhang (*s*), der protoplasmatischer Natur ist und am besten einer Geissel verglichen werden kann, da er vermöge seiner contractilen Eigenschaften eigenthümlich schlängelnde Bewegungen ausführt. Dadurch bewegt sich der Samenfaden in der Flüssigkeit mit ziemlicher Geschwindigkeit vorwärts.

Von verschiedenen Seiten hat man daher — und wie wir meinen, mit vollem Recht — die Samenfäden als Flimmer- oder noch besser als Geisselzellen bezeichnet.

Erheblich grösser als beim Menschen sind die Samenfäden bei Salamandra maculata (Fig. 12). Sie bestehen hier: 1) aus einem sehr langen Kopf (*k*), der die Form eines in eine feine, dünne Spitze (*sp*) auslaufenden Spiesses besitzt und Farbstoffe sehr begierig aufnimmt;

2) aus einem kurzen, cylindrischen Mittelstück (*m*), das vom ersten Theil auch in chemischer Hinsicht verschieden ist; 3) aus dem beweglichen Schwanzfaden, der noch die Eigenthümlichkeit zeigt, dass er mit einer contractilen, undulirenden Membran (*u*) besetzt ist.

Dass die Samenfäden in der That umgewandelte Zellen sind, ist durch nichts sicherer zu beweisen als durch ihre Entwicklung. Nach den ausgedehnten Untersuchungen von La Valette u. A. bildet sich je ein Samenfaden aus einer Samenbildungszelle (Spermatide), und zwar der Kopf aus dem Kern, der contractile Faden aus dem Protoplasma.

Am genauesten haben Flemming und Hermann die hierbei stattfindenden Umbildungen bei Salamandra maculata verfolgt. Von den am Samenfaden oben unterschiedenen drei Abschnitten entsteht der spiessförmige Kopf, wahrscheinlich aber auch das Mittelstück, aus dem Kern der Samenbildungszelle, während der contractile Faden sich aus dem Protoplasma differenzirt. Bei der Entwicklung des Kopfes sieht man den Kern der Samenzelle sich mehr und mehr verlängern (Fig. 13 *A* und *B*); zuerst nimmt er die Form einer Birne (13 *A*, *k*) an; dann wächst er zu einem langgezogenen Kegel (13 *B*, *k*) aus, dessen Basis zur Ansatzstelle des Mittelstücks (*mst*) wird. Der Kegel verlängert und verschmälert sich zu einem Stab (Fig. 14 *A* u. *B*), der sich schliesslich in die charakteristische Form eines Spiesses umwandelt. Bei der Streckung des Kerns wird das Chromatingerüst immer dichter und dichter und nimmt zuletzt wie im reifen Samenfaden eine ganz compacte und homogene Beschaffenheit an. Die Anlage des Mittelstückes (Fig. 13 und 14 *A* u. *B*, *mst*)

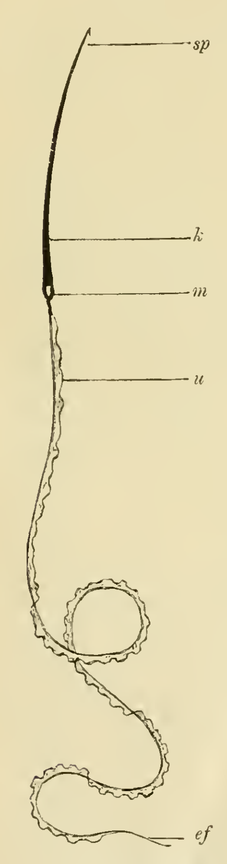


Fig. 12. **Samenfaden von Salamandra maculata.** *k* Kopf, *m* Mittelstück, *ef* Endfaden, *sp* Spitze, *u* undulirende Membran.

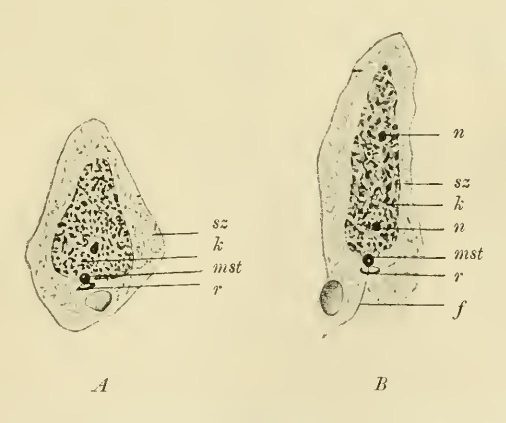


Fig. 13 *A* und *B*. **Anfangsstadien der Umbildung der Samenzelle in den Samenfaden.** (Nach Hermann.) 1000 mal vergrössert.

A Samenzelle mit birnförmigem Kern, *B* Samenzelle mit kegelförmigem Kern, *sz* Samenzelle, *k* Kern mit Chromatingerüst und Nucleolen (*n*), *mst* Körper, aus dem sich das Mittelstück des Samenfadens entwickelt, *r* ringförmiges Gebilde, das dem Mittelstück anliegt und zur Bildung des Spiralsaums des Samenfadens in Beziehung stehen soll, *f* Schwanzanhang des Samenfadens.

erscheint schon früh, wenn der Kern sich zu strecken beginnt, an seinem oben als Basis bezeichneten Ende als ein kleiner ovaler Körper, der sich Anfangs wie der Kopf färben lässt, später aber diese Eigenschaft verliert. Seine erste Entstehung bedarf noch weiterer Aufklärung.

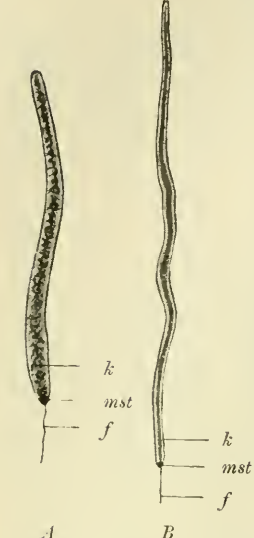


Fig. 14 *A* u. *B*. **Zwei Endstadien in der Umbildung der Samenzelle zum Samenfaden.** (Nach Flemming.)
k Kern, der sich zum Kopftheil des Samenfadens verlängert hat, *mst* Mittelstück, *f* Schwanzfaden desselben.

Warum sind die männlichen Geschlechtszellen so klein und fadenförmig und von den Eiern so abweichend gebaut?

Die Unähnlichkeit zwischen den männlichen und weiblichen Geschlechtszellen erklärt sich daraus, dass zwischen beiden eine Arbeitstheilung stattgefunden hat, indem sie sich verschiedenen Aufgaben angepasst haben. — Die weibliche Zelle hat die Aufgabe übernommen, für die Substanzen zu sorgen, welche zur Ernährung und Vermehrung des Zellprotoplasma bei einem raschen Ablauf der Entwicklungsprocesse erforderlich sind. Sie hat daher im Eierstock Dottermaterial, Reservestoffe für die Zukunft, in sich aufgespeichert und ist dementsprechend gross und unbeweglich geworden. Da nun aber zum Zustandekommen eines Entwicklungsprocesses noch die Vereinigung mit einer zweiten Zelle eines anderen Individuums erforderlich ist, ruhende Körper sich aber nicht vereinigen können, so hat sich zur Lösung dieser zweiten Aufgabe der männliche Elementartheil entsprechend verändert. Er hat sich zum Zweck der Fortbewegung und um die Vereinigung mit der ruhenden Eizelle zu ermöglichen, in einen contractilen Faden umgebildet und hat sich aller Substanzen vollständig entledigt, welche, wie zum Beispiel das Dottermaterial, diesem Hauptzweck hinderlich sind. Dabei hat er zugleich auch eine Form angenommen, welche für den Durchtritt durch die Hüllen, mit welchen sich das Ei zum Schutz umgiebt, und für das Einbohren in den Dotter die zweckmässigste ist.

Für die Richtigkeit dieser Auffassung sprechen vor allen Dingen die Verhältnisse im Pflanzenreiche. Man findet niederste Pflanzen, bei denen die beiden copulirenden Geschlechtszellen ganz gleichartig, nämlich klein und beweglich sind, und andere verwandte Arten, bei welchen sich eine allmählich erfolgende Differenzirung in der Weise beobachten lässt, dass die eine Zelle grösser, dotterreicher und unbeweglich, die andere dagegen kleiner und beweglicher wird. Hiermit hängt dann in selbstverständlicher Weise zusammen, dass jetzt das ruhende Ei von der schwärmenden Zelle aufgesucht werden muss.

Noch einige physiologische Bemerkungen mögen hier Platz finden. Im Vergleich zu anderen Zellen des thierischen Körpers und namentlich im Vergleich zu den Eiern zeichnen sich die Samenfäden durch grössere Lebensdauer und Widerstandsfähigkeit aus, was für das Gelingen des Befruchtungsprocesses in vielen Fällen von Wichtigkeit ist. Nach ihrer Lösung aus dem Zellenverbande verweilen die reifen Samenfäden Monate lang im Hoden und Samenleiter, ohne ihre befruchtende Kraft einzubüssen. Auch in die weiblichen Geschlechtswege eingeführt, scheinen

sie noch längere Zeit, beim Menschen vielleicht einige Wochen lang, lebensfähig zu bleiben. Für mehrere Thiere ist dies mit Bestimmtheit nachweisbar. So ist von den Fledermäusen bekannt, dass sich der Samen in der Gebärmutter des Weibchens während des ganzen Winters hindurch lebendig erhält, und vom Huhn weiss man, dass es noch bis zum 18. Tage nach Entfernung des Hahns befruchtete Eier legen kann.

Aeusseren Eingriffen gegenüber erweist sich der Samen sehr viel widerstandskräftiger als die Eizelle, die leicht geschädigt und abgetödtet wird. Wenn man z. B. Samen gefrieren lässt und wieder aufthaut, kehrt die Bewegung der Samenfäden wieder. Viele Salze, wenn sie nicht in zu starker Concentration angewandt werden, wirken nicht schädigend. Narcotica in starker Concentration und bei längerer Einwirkung machen die Fäden bewegungslos, ohne sie aber zunächst abzutödten, denn durch Entfernung des schädigenden Mittels kann man sie wiederbeleben.

Alcalische Lösungen regen in starker Verdünnung die Bewegung der Samenfäden an, Säuren dagegen, auch wenn sie sehr verdünnt sind, führen den Tod herbei. Demgemäss wächst auch in allen thierischen Flüssigkeiten von alcalischer Reaction die Lebhaftigkeit der Bewegung, während sie in sauren Lösungen sehr bald erlischt.

Geschichte. Die Entdeckung, dass Ei und Samenfaden einfache Zellen sind, ist für das Verständniss des ganzen Entwicklungsprocesses von ausserordentlicher Tragweite. Um dies in vollem Maasse zu würdigen, diene ein Excurs in das geschichtliche Gebiet: ein solcher wird uns mit einigen tiefgreifenden Umwandlungen, die unsere Auffassung vom Wesen entwicklungsgeschichtlicher Processe erfahren hat, bekannt machen.

Im vorigen Jahrhundert und noch am Anfang des jetzigen hatte man über die Geschlechtsproducte die unklarsten Vorstellungen. Die bedeutendsten Anatomen und Physiologen waren der Ansicht, dass die Eier in ihrem Bau mit den erwachsenen Organismen auf das vollständigste übereinstimmen und daher von Anfang an dieselben Organe in derselben Lage und Verbindung wie diese, nur in einem ausserordentlich viel kleineren Zustand, besitzen sollten. Da es nun auch mit den damaligen Vergrösserungsgläsern nicht möglich war, in den Eiern am Anfang ihrer Entwicklung die vorausgesetzten Organe wirklich zu sehen und nachzuweisen, nahm man zu der Hypothese seine Zuflucht, dass die einzelnen Theile, wie Nervensystem, Drüsen, Knochen etc., nicht nur in einem sehr kleinen, sondern auch durchsichtigen Zustand vorhanden sein müssen.

Um sich den Vorgang verständlicher zu machen, wies man als erläuterndes Beispiel auf die Entstehung einer Pflanzenblüthe aus ihrer Knospe. Wie in einer kleinen Knospe von den grünen, noch fest zusammengeschlossenen Hüllblättern doch bereits schon alle Blüthentheile, wie Staubfäden und die gefärbten Kelchblätter, eingehüllt werden, wie diese Theile im Verborgenen wachsen und sich dann plötzlich zur Blüthe entfalten, wobei alle bis dahin verborgenen Theile enthüllt werden, so sollten auch in der Thierentwicklung die bereits vorhandenen, aber kleinen und durchsichtigen Theile wachsen, sich allmählich enthüllen und unserem Auge erkennbar werden. Man hat daher die eben skizzirte Lehre die Theorie der Entfaltung oder Evolution genannt. Noch treffender ist indessen für sie die in den letzten Decennien eingeführte Bezeichnung Präformationstheorie. Denn das Eigenthümliche dieser Lehre ist, dass sich in keinem Augenblick der

Entwicklung etwas Neues bildet, vielmehr jeder Theil von Anfang an vorhanden oder präformirt ist, dass also das eigentliche Wesen der Entwicklung, das Werden, in Abrede gestellt wird. „Es giebt kein Werden!" heisst es in den Elementen der Physiologie von HALLER. „Kein Theil im Thierkörper ist vor dem andern gemacht worden und alle sind zugleich erschaffen."

Als die nothwendige Consequenz einer scharf durchgeführten Präformationstheorie, welche auch von LEIBNIZ, HALLER und Anderen gezogen worden ist, ergiebt sich der Satz, dass in einem Keim auch die Keime für alle späteren Geschöpfe schon angelegt oder eingeschlossen sein müssen, da sich ja die Thiergeschlechter in ununterbrochener Reihenfolge aus einander entwickeln. In der Ausbildung dieser „Einschachtelungslehre" ist man sogar so weit gegangen, zu berechnen, wie viel Menschenkeime im Eierstock der Stammmutter Eva zum mindesten eingeschachtelt gewesen sind, wobei man auf die Zahl von 200000 Millionen kam.

Die Evolutionstheorie trug einen Angriffspunkt zu einer wissenschaftlichen Fehde in sich, insofern sich bei den höheren Organismen ein jedes Individuum durch das Zusammenwirken zweier getrennter Geschlechter entwickelt. Als man daher ausser dem thierischen Ei auch mit den Samenfäden bekannt geworden war, erhob sich alsbald die lebhaft discutirte Frage, ob das Ei oder der Samenfaden der vorgebildete Keim sei. Jahrzehnte lang standen sich die feindlichen Lager der Ovisten und der Animalculisten gegenüber, wobei Anhänger der letzteren Richtung bei Zuhilfenahme der damaligen Vergrösserungsgläser die Samenfäden des Menschen auch wirklich mit einem Kopf, mit Armen und Beinen ausgestattet zu sehen glaubten. Die Animalculisten erblickten im Ei nur den geeigneten Nährboden, welcher für das Wachsthum des Samenfadens erforderlich sei.

Solchen Lehren gegenüber brach für die Entwicklungsgeschichte eine neue Periode an, als CASPAR FRIEDRICH WOLFF in einer Doctordissertation 1759 dem Dogma der Evolutionstheorie entgegen trat und, die Präformation verwerfend, den wissenschaftlichen Grundsatz aufstellte, dass, was man nicht mit seinen Sinnen wahrnehmen könne, auch nicht im Keime präformirt vorhanden sei. Am Anfang sei der Keim nichts Anderes als ein unorganisirter, von den Geschlechtsorganen der Eltern ausgeschiedener Stoff, welcher sich erst in Folge der Befruchtung während des Entwicklungsprocesses allmählich organisire. Aus dem zunächst ungesonderten Keimstoffe lässt WOLFF sich nach einander die einzelnen Organe des Körpers sondern, welchen Process er in einzelnen Fällen bereits durch Beobachtung genauer festzustellen suchte. So wurde C. F. WOLFF der Begründer der Lehre von der Epigenese, welche sich durch die Entdeckungen unseres Jahrhunderts als die richtige herausgestellt hat[1]).

WOLFF's Lehre von dem unorganisirten Keimstoff hat seitdem einer tieferen Erkenntniss weichen müssen, dank den verbesserten optischen Hilfsmitteln der Neuzeit und dank der Begründung der Zellentheorie durch SCHLEIDEN und SCHWANN. Man gewann jetzt einen besseren Einblick in die elementare Zusammensetzung der Thiere und Pflanzen und

[1]) Eine lesenswerthe geschichtliche Darstellung der Theorie der Evolution und der Theorie der Epigenese geben: A. KIRCHHOFF in seiner interessanten Schrift: CASPAR FRIEDRICH WOLFF. Sein Leben und seine Bedeutung für die Lehre von der organischen Entwicklung. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft. Bd. IV. Leipzig 1868. W. HIS. Die Theorieen der geschlechtlichen Zeugung. Archiv für Anthropologie. Bd. IV u. V.

besonders auch in die feinere Structur der Geschlechtsproducte, der Eizellen und der Samenfäden.

Was die Eizellen betrifft, so begann eine Reihe wichtiger Arbeiten mit der Untersuchung Purkinje's 1825 über das Hühnerei, in welcher das Keimbläschen zum ersten Male beschrieben wurde. Jhr folgte alsbald 1827 die berühmte Entdeckung des immer vergebens gesuchten Eies der Säugethiere durch C. E. v. Baer. Umfassende und vergleichende Untersuchungen über den Bau des Eies im Thierreich lieferte 1836 R. Wagner, der hierbei zuerst auch im Keimbläschen den Keimfleck (Macula germinativa) entdeckte.

Mit der Begründung der Zellentheorie trat naturgemäss auch die Frage in den Vordergrund, inwieweit das Ei seiner Structur nach als Zelle aufzufassen sei, eine Frage, die Jahrzehnte lang in verschiedenem Sinne beantwortet wurde und auch jetzt noch von Zeit zu Zeit in veränderter Form immer wieder zur Discussion gestellt wird. Zwar erklärte sich schon Schwann, wenn auch mit einer gewissen Reserve, dahin, dass das Ei eine Zelle und das Keimbläschen ihr Kern sei; andere Zeitgenossen (Bischoff etc.) aber liessen schon das Keimbläschen eine Zelle sein und den Dotter eine Umhüllungsmasse um sie bilden. Eine Uebereinstimmung der Anschauungen wurde hier erst herbeigeführt, als in der Histologie der Begriff „Zelle“ überhaupt eine schärfere Fassung namentlich durch eine richtigere Erkenntniss des Zellenbildungsprocesses durch die Arbeiten von Nägeli, Kölliker, Remak, Leydig u. A. erhielt.

Eine besondere Schwierigkeit verursachte die Beurtheilung der Eier mit gesondertem Bildungs- und Nahrungsdotter und mit partieller Furchung. Zwei Ansichten haben sich hier lange Zeit einander gegenübergestanden. Nach der einen Ansicht sind die Eier mit polständigem Nahrungsdotter (die Eier der Reptilien, Vögel etc.) zusammengesetzte Bildungen, die nicht als einfache Zellen bezeichnet werden können. Nur der Bildungsdotter mit dem Keimbläschen ist dem Ei der Säugethiere zu vergleichen, der Nahrungsdotter dagegen ist etwas der Eizelle von aussen neu Aufgelagertes, eine Production des Follikelepithels. Die Kügelchen des weissen Dotters werden für ein- und vielkernige Dotterzellen erklärt. Bildungs- und Nahrungsdotter zusammen werden dem ganzen Inhalt des Graaff'schen Bläschens der Säugethiere verglichen. So äusserten sich mit geringen Modificationen im Einzelnen H. Meckel, Allen Thomson, Ecker, Stricker, His u. A.

Nach der entgegengesetzten Ansicht von Leuckart, Kölliker, Gegenbaur, Haeckel, van Beneden, Balfour etc. ist das Ei der Vögel ebenso gut eine einfache Zelle wie das Ei der Säugethiere und der Vergleich mit einem Graaff'schen Bläschen zurückzuweisen. Der Dotter enthält niemals Zellen eingeschlossen, sondern nur Nahrungsbestandtheile. Wie Kölliker besonders gegen His gezeigt hat, schliessen die weissen Dotterkügelchen keine mit echten Zellenkernen vergleichbare Bildungen ein und können daher auch nicht für Zellen erklärt werden. „Die Eier der Wirbelthiere mit partieller Furchung sind somit,“ wie schon 1861 Gegenbaur scharf formulirt hat, „keine wesentlich zusammengesetzteren Gebilde als die der übrigen Wirbelthiere; sie sind nichts Anderes als zu besonderen Zwecken eigenthümlich umgewandelte, kolossale Zellen, die aber nie diesen ihren Charakter aufgeben.“ — An dieser Auffassung wird nichts geändert, auch wenn es sich herausstellen sollte, dass der Dotter von dem Follikelepithel mit gebildet und etwa als Secret von ihm ausgeschieden werden sollte. In diesem Fall hätten wir es nur mit einer besonderen Art der Ernährung des Eies zu thun, dessen Zellennatur dadurch nicht in Frage gestellt werden kann.

Im Dotter sind verschiedene Bestandtheile mit besonderen Namen belegt worden. Reichert unterschied zuerst an dem Vogelei die feinkörnige Masse, welche das Keimbläschen einschliesst und die Keimscheibe herstellt, als Bildungsdotter, weil sie allein am Furchungsprocess theilnimmt und den Embryo liefert; die andere Hauptmasse des Eies nannte er Nahrungsdotter, da sie nicht in Zellen zerfällt und später, in einem Dottersack eingeschlossen, als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. His hat später dafür die Bezeichnung Haupt- und Nebenkeim eingeführt.

Während die Nomenclatur von Reichert und His nur für die Eier mit polständigem Nahrungsdotter passt, hat van Beneden (1870) von allgemeineren Gesichtspunkten aus eine Eintheilung der Eisubstanzen vorgenommen. Er unterscheidet die protoplasmatische Grundsubstanz des Eies, in welcher sich, wie überhaupt in jeder Zelle, die Lebensprocesse abspielen, von den Reserve- und Nährstoffen, die in Form von Körnern, Plättchen und Kugeln in das Protoplasma abgelagert sind, und bezeichnet die letzteren als Deutoplasma. Jedes Ei besitzt beide Bestandtheile, nur in verschiedenen Mengeverhältnissen, in anderer Form und Vertheilung. Das letztere Verhältniss hat Balfour zu einem Eintheilungsprincip gewählt und hiernach die drei Gruppen der alecithalen, telolecithalen und centrolecithalen Eier aufgestellt, wofür ich die Bezeichnung „Eier mit wenigem und gleichmässig vertheiltem Dottermaterial, Eier mit polständigem und Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter“ gewählt habe.

In der neueren Zeit hat sich die Untersuchung der feineren Structur des Keimbläschens zugewandt, in welchem Kleinenberg noch ein besonderes protoplasmatisches Kerngerüst oder Kernnetz, das seitdem als beständige Bildung durch zahlreiche Untersuchungen nachgewiesen ist, zuerst beobachtet hat. Am Keimfleck bezeichnete ich zwei chemisch und morphologisch unterschiedene Substanzen als Nucleïn und Paranucleïn, über deren Bedeutung und Rolle in der Eientwicklung die Untersuchungen noch nicht abgeschlossen sind. Die Chromatinfäden im Keimbläschen der Amphibien und Selachier entdeckten Flemming, Schultze, Rückert, Born.

Die Geschichte der Samenfäden beginnt mit dem Jahre 1677. Ein Student Hamm in Leyden sah bei mikroskopischer Untersuchung des Samens die sich lebhaft bewegenden Gebilde und theilte seine Beobachtung seinem auf dem Gebiete der Mikroskopie berühmten Lehrer Leeuwenhoeck mit, der genauere Untersuchungen anstellte und sie in mehreren Aufsätzen veröffentlichte, die bald allgemeines Aufsehen erregten. Das Aufsehen war ein um so grösseres, als Leeuwenhoeck die Samenfäden für die präexistirenden Keime der Thiere erklärte, sie bei der Befruchtung in die Eizelle eindringen und in ihr heranwachsen liess. So entstand die Schule der Animalculisten.

Nach Beseitigung der Präformationstheorie glaubte man den Samenfäden keine Bedeutung für die Befruchtung beimessen zu sollen, indem man die Flüssigkeit befruchten liess. Noch in den ersten vier Jahrzehnten dieses Jahrhunderts hielt man fast allgemein die Samenfäden für selbständige parasitische Geschöpfe (Spermatozoa), den Infusorien vergleichbar. Noch in Joh. Müller's Physiologie heisst es: „Ob die Samenthierchen parasitische Thiere oder belebte Urtheilchen des Thieres, in welchem sie vorkommen, sind, lässt sich für jetzt noch nicht mit Sicherheit beantworten.“

Die Entscheidung wurde herbeigeführt durch vergleichende histologische Untersuchungen des Samens im Thierreich und durch das physiologische Experiment.

In zwei Aufsätzen („Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere“, sowie „Bildung der Samen-

fäden in Bläschen") zeigte Kölliker, dass bei manchen Thieren, wie z. B. bei den Polypen, der Samen nur aus Fäden besteht, während die Flüssigkeit ganz fehlt, dass ferner die Fäden sich in Zellen entwickeln und daher thierische Elementartheile selbst sind. Gleiches fand Reichert für die Nematoden. Durch das physiologische Experiment aber erkannte man, dass Samenflüssigkeit mit unreifen, bewegungslosen Fäden und ebenso filtrirter. reifer Samen nicht befruchte. Dies wurde für die Anschauung bestimmend. dass die Samenfäden die bei der Befruchtung wirksamen Theile sind, und dass die bei den höheren Thieren unter complicirten Geschlechtsverhältnissen hinzutretenden Flüssigkeiten nur als „Menstruum der Samenkörperchen von untergeordneter physiologischer Bedeutung angesehen werden dürfen".

Seitdem haben unsere Kenntnisse 1) über den feineren Bau und 2) über die Entwicklung der Samenfäden noch weitere Fortschritte gemacht. Was den ersten Punkt betrifft, so lernte man namentlich durch Arbeiten von La Valette und Schweigger-Seidel Kopf, Mittelstück und Schwanz unterscheiden und ihre verschiedenen chemischen und physikalischen Eigenschaften kennen. Die von Kölliker geäusserte Anschauung, dass für gewöhnlich die Samenfäden die umgewandelten und in die Länge gewachsenen Kerne der Samenzellen seien, erlitt Modificationen. Nach den Untersuchungen von La Valette entsteht nur der Kopf des Samenfadens aus dem Kern, der Schwanz dagegen aus dem Protoplasma der Spermatide. Endlich führte Flemming den überzeugenden Nachweis, dass es nur das Chromatin des Kernes ist, welches sich zum Samenfadenkopf umbildet. Wichtige Untersuchungen über die Entwicklung der Samenfäden von verschiedenen Thieren haben neuerdings van Beneden und Julin, Platner. Hermann, Henking, Oscar Hertwig, vom Rath u. A. gegeben.

Zusammenfassung.

Die wichtigsten Ergebnisse des Capitels fassen wir kurz dahin zusammen:

1. Weibliche und männliche Geschlechtsproducte sind einfache Zellen.

2. Die Samenfäden sind Geisselzellen vergleichbar. Sie setzen sich meist aus drei Abschnitten zusammen, aus dem Kopf, dem Mittelstück und dem contractilen Faden.

3. Der Samenfaden entwickelt sich aus einer Samenbildungszelle (der Spermatide), und zwar der Kopf und wahrscheinlich auch das Mittelstück aus dem Kern, der contractile Faden aus dem Protoplasma.

4. Die Eizelle besteht aus Protoplasma und eingelagerten Dottertheilen, welche Reservestoffe sind. (Deutoplasma.)

5. Menge und Vertheilung der Reservestoffe in der Eizelle ist sehr verschiedenartig und übt den grössten Einfluss auf den Verlauf der ersten Entwicklungsprocesse aus.

a) Die Reservestoffe (Dottermaterial) sind in geringer Menge und gleichmässig im Protoplasma vertheilt.

b) Die Reservestoffe sind in grösserer Masse vorhanden und in Folge ungleichmässiger Vertheilung entweder an einem Pole des Eies oder in seiner Mitte dichter angehäuft. (Polständiges und mittelständiges Dottermaterial.)

c) An den polar differenzirten Eiern unterscheidet man den Pol mit reicherem Gehalt an Reservestoffen als vegetativen, den entgegengesetzten Pol als animalen.

d) Bei polar differenzirten Eiern kann sich das am animalen Pole reichlicher vorhandene Protoplasma als Keimscheibe (Bildungsdotter) schärfer von dem an Reservestoffen reicheren Abschnitt (Nahrungsdotter) absetzen. Am Bildungsdotter spielen sich allein die Entwicklungsprocesse ab, während sich der Nahrungsdotter im Ganzen passiv verhält.

6. Die Eier kann man nach ihrer Entwicklung aus Zellen des Eierstocks allein oder aus Zellen des Eierstocks und Dotterstocks, sowie nach der Vertheilung der Reservestoffe in mehrere Hauptgruppen und Untergruppen eintheilen, wie folgendes Schema lehrt:

I. Einfache Eier. (Entwicklung aus Zellen des Eierstocks.)

A. Eier mit geringer Menge von gleichmässig im Protoplasma vertheilten Reservestoffen (alecithale). (Amphioxus, Säugethiere, Mensch.)

B. Eier mit mehr oder minder grosser Menge von ungleichmässig im Protoplasma vertheilten Reservestoffen (Dottermaterial).

1) Polar differenzirte (telolecithale) Eier mit polständigem Dottermaterial, mit animalem und vegetativem Pol. (Cyclostomen, Amphibien.)

2) Polar differenzirte Eier, die sich von der vorausgehenden Untergruppe dadurch unterscheiden, dass es bei ihnen noch zu einer schärferen Sonderung in Bildungsdotter (Keimscheibe) und in Nahrungsdotter, in einen bei der Entwicklung activen und in einen passiven Theil gekommen ist. (Polar differenzirte Eier mit Keimscheibe; Fische, Reptilien, Vögel.)

3) Central differenzirte Eier mit mittelständigem Nahrungsdotter (centrolecithal) und oberflächlich ausgebreitetem Bildungsdotter (Keimhaut). (Arthropoden.)

II. Zusammengesetzte Eier. (Doppelte Entwicklung aus Zellen des Eierstocks und des Dotterstocks.)

Literatur.

C. E. v. Baer. *De ovi mammalium et hominis genesi epistola. Lipsiae 1827.*

Ed. van Beneden. *Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. Mém. cour. de l'acad. roy. des sciences de Belgique. Vol. XXXIV. 1870.*

Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kaninchencies. 1842.*

Born. *Die Reifung des Amphibieneies und die Befruchtung unreifer Eier bei Triton taeniatus. Anatomischer Anzeiger. Bd. VII 1892. S. 772.*

Derselbe. Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.

Flemming. *Zellsubstanz, Kern- und Zelltheilung. Leipzig 1882.*

K. Frommann. *Das Ei. Realencyklopädie der gesammten Heilkunde. 2. Auflage.*

C. Gegenbaur. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partieller Dottertheilung. Archiv f. Anatomie und Physiologie. 1861.*

Guldberg. *Beitrag zur Kenntniss der Eierstockseier bei Echidna. Sitzungsberichte der Jenaischen Gesellschaft. 1885.*

Häcker. *Das Keimbläschen, seine Elemente und Lageveränderungen. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. 41.*

Henneguy. *Essai de classification des oeufs des animaux au point de vue embryogénique. Paris 1892.*

Derselbe. Le corps vitellin de Balbiani dans l'œuf des vertébrés. J. de l'anat. et de phys. Année 29. 1893.

Hensen. *Die Physiologie der Zeugung. Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. VI.*

Oscar Hertwig. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. Morphol. Jahrbuch. Bd. I. III. IV.*

W. His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. I. Die Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.*
Holl. *Ueber die Reifung der Eizelle des Huhnes. Sitzungsber. der Wiener Acad., Math. Nat. Kl. Bd. IC. Abth. III. 1890.*
Kleinenberg. *Hydra. Leipzig 1872.*
R. Leuckart. *Artikel Zeugung in Wagner's Handwörterbuch der Physiologie. Vol. IV. 1853.*
Fr. Leydig. *Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustand. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anatomie. Bd. III. 1888.*
Hubert Ludwig. *Ueber die Eibildung im Thierreiche. Würzburg 1874.*
W. Nagel. *Das menschliche Ei. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXI. 1888.*
Purkinje. *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Lipsiae 1825.*
Retzius. *Zur Kenntniss vom Bau des Eierstockeies und des Graaff'schen Follikels. Hygiea. Festband 2. 1889.*
Rückert. *Zur Entwicklungsgeschichte des Ovarialeies bei Selachiern. Anatomischer Anzeiger. Bd. VII. 1892.*
Schwann. *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen. 1839.*
Allen Thomson. *Artikel Ovum in Todd's Cyclopaedia of Anatomy and Physiology. Vol. X. 1859.*
R. Wagner. *Prodromus hist. generationis. Lipsiae 1836.*
W. Waldeyer. *Eierstock und Ei. Leipzig 1870.*
Derselbe. Eierstock und Nebeneierstock. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. 1871.

B. Benecke. *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies bei den Fledermäusen. Zoologischer Anzeiger. 1879. S. 304.*
Ed. van Beneden *u.* **Charles Julin.** *La spermatogénèse chez l'ascaride mégalocéphale. Bulletins de l'Académie royale des sciences de Belgique. Bruxelles 1884.*
Eimer. *Ueber die Fortpflanzung der Fledermäuse. Zoologischer Anzeiger. 1879. S. 425.*
Engelmann. *Ueber die Flimmerbewegung. Jenaische Zeitschrift für Medicin und Naturwissenschaft IV.*
W. Flemming. *Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. II. Theil. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XVIII. 1880.*
Derselbe. Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatosomen bei Salamandra maculosa. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXI.
Henking. *Ueber Spermatogenese und deren Beziehung zur Eientwicklung bei Pyrrhocoris. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. LI. 1891.*
Hermann. *Beiträge zur Histologie des Hodens. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXXIV.*
Kölliker. *Physiologische Studien über die Samenflüssigkeit. Zeitschrift f. wiss. Zoologie. Bd. VII. 1856.*
Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Geschlechtsverhältnisse und der Samenflüssigkeit wirbelloser Thiere etc. Berlin 1841.
Derselbe. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. VIII.
John Moore. *Mammalian spermatogenesis. Anatom. Anzeiger 1893. S. 683.*
M. Nussbaum. *Ueber die Veränderungen der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXIII. 1884.*
vom Rath. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulgaris. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XL. 1892.*
Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Spermatogenese von Salamandra maculosa. Die Reductionsfrage. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zool. Bd. 57.
Reichert. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen bei den Nematoden. Müller's Archiv. 1847.*
Retzius. *Biologische Untersuchungen. 1881.*
Schweigger-Seidel. *Ueber die Samenkörperchen und ihre Entwicklung. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. I.*
von La Valette St. George. *Artikel Hoden. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben.*
Derselbe. Spermatologische Beiträge, im Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. 25, 27, 28.
Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Samenfäden. Anatomischer Anzeiger. Jena 1887. S. 345. (Ausführliches Verzeichniss der Literatur über Samenfäden.)*

ZWEITES CAPITEL.

Die Reifeerscheinungen des Eies, Vergleich der Ei- und Samenbildung, Befruchtungsprocess.

1. Die Reifeerscheinungen.

Eier, wie sie im vorausgegangenen Capitel beschrieben wurden, sind noch nicht entwicklungsfähig, auch wenn sie die normale Grösse erlangt haben. Bei Zusatz reifen Samens bleiben sie unbefruchtet. Sie sind mit einem Worte noch unreif. Um befruchtet werden zu können, müssen sie zuvor eine Reihe von Veränderungen durchmachen, welche ich als die Reifeerscheinungen zusammenfassen will.

Zu ihrem Verständniss ist eine Kenntniss des Processes der Kerntheilung erforderlich, weshalb ich das Wesentliche desselben hier kurz vorausschicken will.

Das Wesen des Kerntheilungsprocesses besteht darin, dass die im ruhenden Kern vorhandenen, verschiedenen chemischen Substanzen (siehe S. 8) sich schärfer von einander trennen, typische Umlagerungen eingehen und unter Auflösung der Kernmembran mit dem Protoplasmakörper in eine nähere Wechselbeziehung treten. Besonders fällt hierbei die gesetzmässige Anordnung des Chromatins in die Augen; auch ist sie in ihren Einzelheiten bisher am genauesten und sichersten verfolgt worden, während betreffs des Schicksals der übrigen Kernsubstanzen noch Manches in Dunkel gehüllt ist.

Das Chromatin des Kerns wandelt sich bei der Theilung in eine für jede Thierart constante Anzahl von feinen Fadenabschnitten um, welche unter einander nahezu gleich lang, meist gekrümmt und nach den einzelnen Thier- und Pflanzenarten von abweichender Form und Grösse sind; bald sehen sie wie Schleifen, wie Haken, wie Stäbchen oder, wenn sie sehr klein sind, wie Körner aus. Waldeyer hat für die Fadenabschnitte aus Chromatin die allgemein zutreffende Bezeichnung Chromosomen vorgeschlagen. Ich werde gewöhnlich für sie das bequemere und ebenso für alle einzelnen Fälle passende Wort „Kernsegmente" gebrauchen. Das Wort drückt zugleich das Wesentliche der indirecten Theilung aus, welches doch hauptsächlich darin besteht, dass das Chromatin in Segmente zerlegt wird. Desswegen scheint mir auch das Wort „Kernsegmentirung" dem längeren und weniger bezeichnenden Ausdruck

„indirecte Kerntheilung“ oder den für Nichtfachmänner unverständlichen Fremdwörtern „Mitose“ und „Karyokinese“ vorzuziehen zu sein.

Die Kernsegmente (Chromosomen) ordnen sich genau in der Mitte der Kerntheilungsfigur in regelmässiger Weise neben einander an, (Fig. 15 *A*) und zerfallen im Verlaufe der Theilung durch eine Längsspaltung in je zwei, eine Zeit lang parallel verlaufende und noch eng

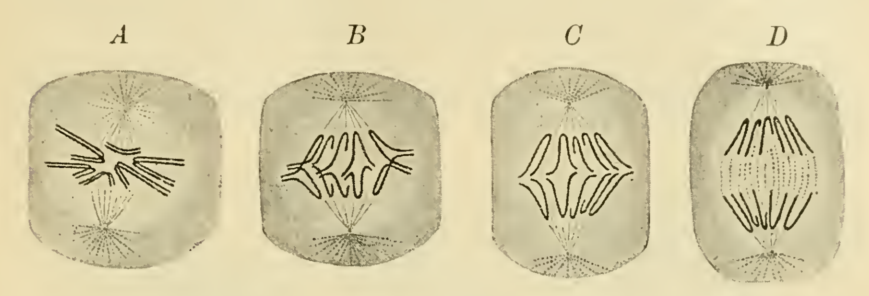


Fig. 15. **Schema der Kerntheilung** nach Rabl.

In Figur *A* sieht man die aus zarten achromatischen Fasern gebildete Spindel mit den Protoplasmastrahlungen an ihren Spitzen und mit den chromatischen Schleifen in ihrer Mitte. An letzteren ist bereits eine Längsspaltung der Fäden eingetreten. In Figur *B* sind die durch die Spaltung entstandenen Tochterfäden nach entgegengesetzten Richtungen auseinandergerückt. In Figur *C* beginnen sie sich in regelmässiger Weise zu zwei Gruppen von Schleifen anzuordnen. In Figur *D* liegen beide Gruppen von Tochterschleifen nahe den beiden Polenden der Spindel.

verbundene Tochtersegmente. Dieselben weichen dann in zwei Gruppen auseinander (Fig. *B*, *C*, *D*) und werden in gleicher Zahl auf die Tochterzellen vertheilt, wo sie die Grundlage für die neuen bläschenförmigen Kerne bilden.

Für den Process der Kernsegmentirung ist ferner charakteristisch: 1) das Auftreten zweier Pole, welche allen Zellbestandtheilen als Mittelpunkte für ihre Anordnung dienen; 2) die Ausbildung der sogenannten Kernspindel; 3) die strahlige Anordnung des Protoplasmas um die beiden Pole.

Was die beiden Theilungspole anbetrifft, so liegt einem jeden ein ausserordentlich kleines Kügelchen einer schwer färbbaren Substanz zu Grunde, das Centralkörperchen (corpuscule polaire, Centrosoma).

Zwischen den Centralkörperchen bildet sich die Kernspindel aus. Sie besteht aus zahlreichen, sehr feinen, parallel angeordneten Spindelfäserchen, die wahrscheinlich vom Liningerüst des ruhenden Kerns abstammen und in ihrer Mitte etwas weiter auseinander liegen, während sie mit ihren Enden nach den Polen zu convergiren. Dadurch erhält das Bündel der Fäserchen mehr oder minder die Form einer Spindel.

In der Umgebung der Centralkörperchen beginnt sich der Protoplasmakörper der Zelle in einer Weise anzuordnen, als ob von ersteren gleichsam eine polare Wirkung ausgeübt würde. Es entsteht eine Figur wie um die Enden eines Magneten, die in Eisenfeilspäne eingetaucht sind. Das Protoplasma bildet zahlreiche, feine Fäden, welche sich in radiärer Richtung um die Centralkörperchen als Mittelpunkte oder Attractionscentren herum gruppiren. Erst sind sie kurz und auf die allernächste Umgebung der Attractionscentren beschränkt. Während des Verlaufs des Theilungsprocesses aber werden sie immer länger, bis sie

sich endlich durch den ganzen Zellkörper erstrecken. Die Protoplasmafigur um die Pole wird in der Literatur als Plasmastrahlung, Strahlenfigur, Stern, Sonne, Attractionssphäre etc. beschrieben, indem die Fäden den von einem Himmelskörper ausgehenden Lichtstrahlen verglichen werden.

Das sind kurz die verschiedenartigen Elemente, aus denen sich die Kerntheilungsfiguren zusammensetzen. Centralkörperchen, Spindel und die beiden Plasmastrahlungen werden von FLEMMING als der achromatische Theil der Kerntheilungsfigur zusammengefasst und den verschiedenen Bildern, die durch Umordnung des Chromatins entstehen und den chromatischen Theil der Figur bilden, gegenübergestellt.

Nach diesen Vorbemerkungen über das Wesen der Kerntheilung können wir uns zum Studium der Reifeerscheinungen wenden. Sie beginnen mit Veränderungen des Keimbläschens, die am genauesten bei kleinen, durchsichtigen Eiern wirbelloser Thiere, wie der Echinodermen und Nematoden (Pferdespulwurm), verfolgt worden sind. Das Keimbläschen rückt aus der Mitte des Eies — zur Grundlage der Beschreibung mag uns das Ei eines Echinoderms dienen — allmählich nach der Oberfläche empor und schrumpft ein wenig ein (Fig. 16 *A*), indem Flüssigkeit in den umgebenden Dotter austritt; seine Kernmembran schwindet, der Keimfleck wird undeutlich und zerfällt in kleine Fragmente (Fig. 16 *B*, *kf*). Während dieser Rückbildung des Keimbläschens entsteht, wie allein bei geeigneter Behandlung mit

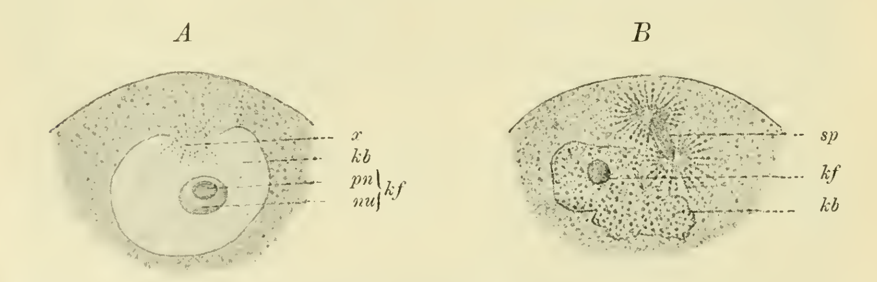


Fig. 16. **Ausschnitte aus Eiern von Asterias glacialis.**
Sie zeigen die Rückbildung des Keimbläschens (*kb*). In Figur *A* beginnt dasselbe zu schrumpfen, indem ein Protoplasmahöcker (*x*) mit einer Strahlung in sein Inneres eindringt und die Membran daselbst auflöst. Der Keimfleck (*kf*) ist noch deutlich, aber in 2 Substanzen, Nucleïn (*nu*) und Paranucleïn (*pn*), gesondert.
In Figur *B* ist das Keimbläschen (*kb*) ganz geschrumpft, seine Membran ist aufgelöst, der Keimfleck (*kf*) nur noch in kleinen Resten vorhanden, in der Gegend des Protoplasmahöckers der Figur *A* ist eine Kernspindel (*sp*) in Ausbildung begriffen.

Reagentien wahrgenommen werden kann, aus einzelnen Bestandtheilen seines Inhalts eine Kernspindel (Fig. 16 *B*, *sp*) also jene oben beschriebene Form des Kerns, welche man im Thier- und Pflanzenreich im Vorbereitungsstadium zur Zelltheilung antrifft.

Die Kernspindel verfolgt den vom Keimbläschen bereits eingeschlagenen Weg noch weiter, bis sie mit ihrer Spitze an die Oberfläche des Dotters anstösst, wo sie sich mit ihrer Längsachse in die Richtung eines Eiradius stellt (Fig. 17 *I*, *sp*). Bald kommt es hier zu einem Process, der von der gewöhnlichen Zelltheilung nur dadurch unter-

schieden ist, dass die beiden Theilungsproducte von sehr ungleicher Grösse sind. Genauer gesagt, haben wir es also mit einer Zellknospung zu thun. An der Stelle, wo die Kernspindel mit ihrer einen Spitze anstösst, wölbt sich der Dotter zu einem kleinen Hügel empor, in welchen die Spindel selbst zur Hälfte hineinrückt (Fig. 17 *II*). Der Hügel schnürt sich darauf an seiner Basis ein und löst sich mit der Hälfte der Spindel vom Dotter als eine sehr kleine Zelle ab (Fig. 17 *III*, rk^1). Hierauf wiederholt sich genau derselbe Vorgang noch einmal, nachdem sich die im Ei zurückgebliebene Hälfte der Spindel, ohne in das bläschenförmige Ruhestadium des Kerns zuvor eingetreten zu sein, wieder zu einer ganzen Spindel ergänzt hat (Fig. 17 *IV*).

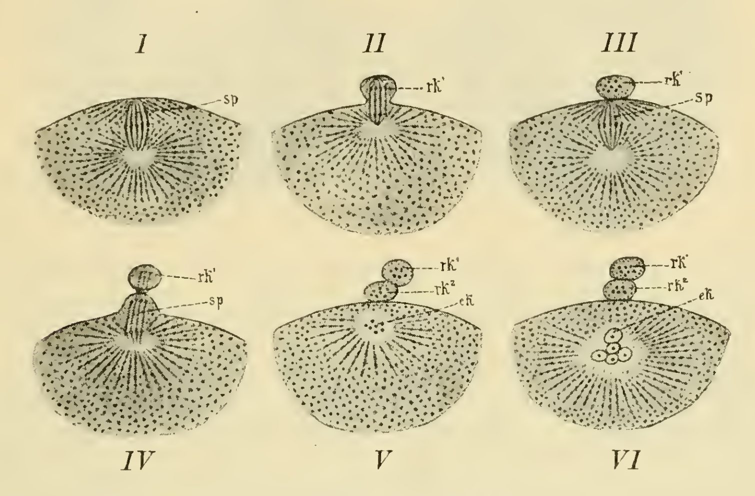


Fig. 17. **Bildung der Polzellen bei Asterias glacialis.**
In Fig. *I* ist die Kernspindel *sp* an die Oberfläche des Eies gerückt. In Fig. *II* hat sich ein kleiner Hügel (rk^1) gebildet, der die Hälfte der Spindel aufnimmt. In Fig. *III* ist der Hügel zu einer Polzelle (rk^1) abgeschnürt. Aus der Hälfte der früheren Spindel ist wieder eine zweite vollständige Spindel (*sp*) entstanden. In Fig. *IV* wölbt sich unter der ersten Polzelle ein zweiter Hügel hervor, der sich in Fig. *V* zur zweiten Polzelle (rk^2) abgeschnürt hat. Aus dem Rest der Spindel entwickelt sich der Eikern (*ek*) in Fig. *VI*.

Es liegen nun dicht bei einander zwei Kügelchen, welche aus Protoplasma und Kern bestehen und daher den Werth von kleinen Zellen besitzen, der Oberfläche des Dotters auf (Fig. 17 *V* rk^1 rk^2) und sind hier oft noch zu einer Zeit, wo das Ei bereits in einen Haufen von Zellen getheilt ist, unverändert nachzuweisen. Sie sind schon aus älterer Zeit unter dem Namen der Richtungskörper oder Polzellen bekannt. Den letzteren Namen haben sie deswegen erhalten, weil sie bei Eiern, an denen ein animaler Pol zu unterscheiden ist, stets an diesem ihren Ursprung nehmen. Nach Beendigung des zweiten Knospungsprocesses ist die Hälfte der Kernspindel, deren andere Hälfte bei der Bildung der zweiten Polzelle betheiligt war, in der Dotterrinde zurückgeblieben (Fig. 17 *V* u. *VI* *ek*). Von ihr leitet sich ein neuer, kleiner, bläschenförmiger Kern her, der etwa einen Durchmesser von 13 μ erreicht. Von seiner Bildungsstelle aus wandert er in der Regel wieder mehr nach der Mitte des Eies zurück (Fig. 18 *ek*).

Der Kern des reifen Eies (Fig. 18 *ek*) ist von mir als **Eikern**, von van Beneden als Pronucleus femelle oder weiblicher Vorkern bezeichnet worden. Er darf mit dem Keimbläschen des unreifen Eies nicht verwechselt werden. Man vergleiche die bei derselben Vergrösserung gezeichneten Figuren, das unreife (Fig. 19) und das reife Ei (Fig. 18) eines Echinoderms. Das Keimbläschen ist von

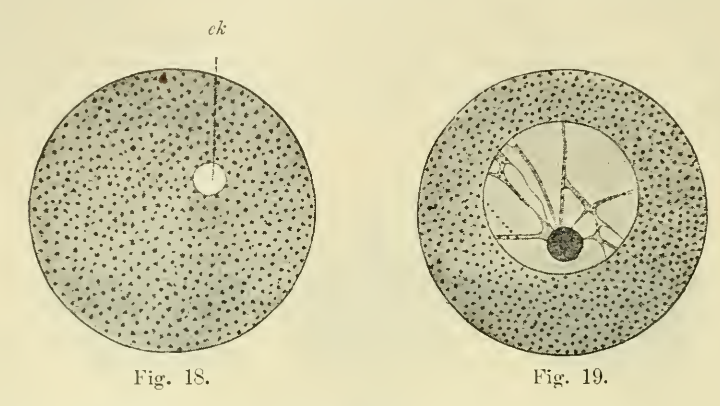


Fig. 18. **Reifes Ei eines Echinoderms.** Es schliesst im Dotter den sehr kleinen, homogenen Eikern (*ek*) ein. 300 mal vergr.

Fig. 19. **Unreifes Ei aus dem Eierstock eines Echinoderms.** 300 mal vergr.

sehr ansehnlicher Grösse, der Eikern verschwindend klein; an jenem unterscheidet man eine deutlich entwickelte Kernmembran, ein Kernnetz und einen Keimfleck; dieser sieht im lebenden Zustand nahezu homogen aus, ist ohne Keimflecke und gegen das Protoplasma durch keine feste Membran abgegrenzt. Aehnliche Unterschiede kehren überall im Thierreich in der Beschaffenheit des Keimbläschens und des Eikerns wieder.

Die Bildung von Polzellen und die hiermit zusammenhängende Umwandlung des Keimbläschens in einen so ausserordentlich viel kleineren Eikern ist eine im Thierreich wahrscheinlich allgemein verbreitete Erscheinung. Polzellen sind überall bei Coelenteraten und Echinodermen, bei Würmern und bei Mollusken beobachtet worden. Bei der Eireife der Arthropoden schienen sie nach den älteren Beobachtungen niemals vorzukommen, sie sind aber in der Neuzeit bei zahlreichen Arten von mehreren Seiten, besonders von Blochmann, Weismann, Platner, Henking etc. aufgefunden worden. Im Stamm der Wirbelthiere treffen wir Polzellen stets bei den Cyclostomen und den Säugethieren an, während sie bei den Fischen und Amphibien nur in einigen Fällen, bei Reptilien und Vögeln überhaupt noch nicht wegen der durch die Grösse des Eies bedingten Erschwerung ihrer Untersuchung haben nachgewiesen werden können. Ihre Entstehung geht entweder einige Zeit der Befruchtung voran oder vollzieht sich erst während derselben.

Bei den Säugethieren (Kaninchen und Maus) ist der Vorgang durch van Beneden und neuerdings durch Tafani, L. Gerlach und besonders durch Sobotta sehr genau untersucht worden. Mehrere Wochen vor dem Platzen des Graaff'schen Bläschens rückt das Keimbläschen an die Oberfläche des Eies empor; zur Zeit des Follikelsprungs verschwindet es hier, und bilden sich an der Stelle, wo es geschwunden ist, der Eikern und ein oder zwei (Tafani) unter der Zona pellucida

gelegene Polzellen aus. Bald nach dem Austritt aus dem Ovarium zeigt das Ei stets Eikern und Polzellen.

Auch bei den Fischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln, deren Eier von bedeutender Grösse und nur mit wenigen Ausnahmen undurchsichtig sind, erfährt das durch seine zahlreichen Nucleolen ausgezeichnete Keimbläschen eine rückschreitende Metamorphose. Stets steigt es, wie von OELLACHER bei den Knochenfischen, von mir und BORN bei den Amphibien Schritt für Schritt verfolgt worden ist, aus der Mitte des Dotters nach der Oberfläche zum animalen Pol empor (Fig. 20 *kb*). Hier plattet es sich unmittelbar unter der Dotterhaut, indem es zugleich

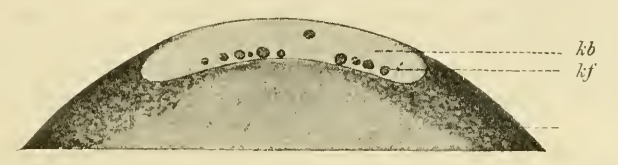


Fig. 20. **In der Reife begriffenes Froschei.**
Das Keimbläschen *kb* mit zahlreichen Keimflecken (*kf*) liegt ganz an der Oberfläche des animalen Poles als plattgedrückter, linsenförmiger Körper.

etwas schrumpft, zu einem flachen, scheibenförmigen Körper ab. Weitere Veränderungen, die im Einzelnen sehr mühsam zu verfolgen sind, spielen sich in verhältnissmässig kurzer Zeit und zwar bei den Amphibien dann ab, wenn sich die Eier aus dem Ovarium loslösen. Denn untersucht man bei ihnen solche, die in die Bauchhöhle schon entleert oder in die Eileiter eingetreten sind, so findet man regelmässig das Keimbläschen mit seinen Keimflecken geschwunden. Ueber die hierbei stattfindenden feineren Vorgänge haben uns OSCAR SCHULTZE und BORN, was die Amphibien, KASTSCHENKO und RÜCKERT, was die Selachier betrifft, durch vorzügliche Untersuchungen aufgeklärt. Die schon früher (pag. 9) erwähnten, ausserordentlich feinen Chromatinfäden verkürzen sich sehr stark und lassen sich in demselben Maasse, als sie sich verkürzen, durch Färbung deutlicher hervorheben; während sie früher im Keimbläschen mehr gleichmässig vertheilt waren, werden sie jetzt in seiner Mitte zusammengedrängt; hier findet man sie stets paarweise angeordnet, welcher Befund von RÜCKERT in der Weise ausgelegt wird, dass der Paarling durch Längsspaltung eines ursprünglich einfachen Fadens zu Stande gekommen sei.

Wie die Kernfäden wandern auch die Keimflecke von der Peripherie nach der Mitte des Keimbläschens; hier beginnen sie in Körnerhaufen zu zerfallen und ihre Färbbarkeit mit Karmin einzubüssen; schliesslich sind sie, wahrscheinlich weil sie sich aufgelöst haben, überhaupt nicht weiter nachzuweisen. Auch die Membran des Keimbläschens wird aufgelöst und sein Inhalt im Ei vertheilt bis auf einen kleinen Rest, der bestehen bleibt und eine typische Kernspindel liefert, welche im Verhältniss zur bedeutenden Grösse des Eies ganz ausserordentlich klein ist. Ihre Kernsegmente stammen von den paarweise verbundenen Chromatinfäden her, die sich in der Mitte des Keimbläschens zu einem Haufen zusammengedrängt hatten. Nachdem die Kernspindel mit ihrer einen Spitze bis an die Oberfläche des Dotters emporgestiegen ist, werden auch hier in der typischen Weise, wie sie auf Seite 31 dargestellt worden ist, zwei Polzellen und ein Eikern gebildet. Letzterer, der etwa die Grösse eines einzigen Keimflecks besitzt, ist der ganz winzige Rest,

welcher von der beträchtlichen Substanzmasse des Keimbläschens als wirksamer und morphologisch noch nachweisbarer Bestandtheil in dem reifen Ei erhalten geblieben ist.

Eine sehr interessante Thatsache haben WEISMANN und BLOCHMANN bei den Arthropoden entdeckt. Bei Eiern nämlich, welche sich parthenogenetisch weiter entwickeln (bei Sommereiern von Polyphemus, Bythotrephes, Moina, Leptodora, Daphnia, sowie von Aphiden) wird meist nur eine einzige Polzelle ausgestossen, während bei Eiern, die zur Weiterentwicklung noch der Befruchtung bedürfen, sich immer zwei bilden. Doch lässt sich zur Zeit dieser Gegensatz noch nicht als allgemeines Gesetz aufstellen. Denn bei Liparis dispar fand PLATNER, dass in den parthenogenetischen Eiern ebenso wie in den befruchteten zwei Richtungskerne gebildet werden, von denen der erste sich nochmals theilt. Zu demselben Ergebniss gelangte BLOCHMANN bei Untersuchung von unbefruchteten Bieneneiern, aus denen sich Drohnen entwickeln.

Wenn die Untersuchungen über die Reifeerscheinungen des thierischen Eies auch noch zahlreiche Lücken darbieten, so kann zur Zeit wenigstens so viel als feststehende Regel betrachtet werden, dass Eier mit Keimbläschen niemals befruchtungsfähig sind, dass das Keimbläschen ausnahmslos aufgelöst wird und dass sich aus Bestandtheilen desselben (im Einzelnen sind viele Vorgänge noch genauer zu untersuchen) ein sehr kleiner Eikern bildet. Während der Umwandlung entstehen ausnahmslos Polzellen.

Mit den Reifeerscheinungen lässt sich die polare Differenzirung, die im ersten Capitel bei vielen dotterreichen Eiern nachgewiesen wurde, in einen ursächlichen Zusammenhang bringen. Ohne Ausnahme wird derjenige Theil der Eikugel, zu welchem das Keimbläschen emporsteigt und an welchem die Polzellen abgeschnürt werden, der animale Pol. Dass sich hier Protoplasma in grösserer Menge ansammelt, ist zum Theil darauf zurückzuführen, dass es mit dem Kern, der ja meist ein Attractionscentrum für das Protoplasma abgiebt, an die Oberfläche des Eies gelangt.

Geschichte. Der Einblick in die Reifeerscheinungen des Eies, wie sie auf den vorausgegangenen Seiten im Zusammenhang dargestellt worden sind, ist erst auf vielen Umwegen und nach Beseitigung vieler Missverständnisse gewonnen worden. Schon im Jahre 1825 fand PURKINJE, der Entdecker des Keimbläschens im Hühnerei, dass dieses in Eiern, die dem Oviduct entnommen wurden, verschwunden sei, und schloss daraus, dass es durch die Contractionen des Eileiters zersprengt und sein Inhalt (eine lympha generatrix) mit dem Keim vermischt werde. Daher der Name vesicula germinativa. Aehnliches wurde an diesen und anderen Objecten durch C. E. v. BAER, OELLACHER, GOETTE, KLEINENBERG, KOWALEVSKY, REICHERT etc. beobachtet. Auf der anderen Seite aber waren für viele Eier auch wieder die bestimmten Angaben gemacht worden, dass das Kleimbläschen nicht schwindet, sondern erhalten bleibt und bei der Furchung sich direct in die Tochterkerne theilt, so von JOH. MÜLLER für Entoconcha mirabilis, von LEYDIG, GEGENBAUR, VAN BENEDEN für Räderthiere, Medusen etc.

Es standen sich daher in früheren Decennien zwei Parteien gegenüber: die eine behauptete Fortbestand des Keimbläschens und Theilung desselben beim Furchungsprocess, die andere liess die Eizelle in ihrer Entwicklung

einen kernlosen Zustand durchlaufen und erst in Folge der Befruchtung wieder einen Kern erhalten.

Die strittigen Punkte wurden durch Untersuchungen, die Bütschli und ich gleichzeitig unternommen hatten, einer Klärung entgegengeführt.

Ich zeigte in meinem ersten Beitrag, „zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“, dass man in allen älteren Schriften nicht zwischen dem Kern des unreifen, des reifen und des befruchteten Eies unterschieden, sondern die Kerne vielfach verwechselt und für identisch gehalten habe, und stellte zuerst die Unterschiede zwischen Keimbläschen, Eikern und Furchungskern fest, welche Benennungen von mir eingeführt wurden. Ferner zeigte ich, dass der Schwund des Keimbläschens und die Entstehung des Eikerns der Befruchtung vorausgehen, und unterschied so die allgemein verwechselten und zusammengeworfenen Reife- und Befruchtungserscheinungen der Eizelle. Auch suchte ich wahrscheinlich zu machen, dass der Eikern vom Keimbläschen und zwar von einem Nucleolus desselben abstamme, und vertheidigte die These, dass das Ei bei seiner Reife keinen kernlosen Zustand durchlaufe. Hierbei verfiel ich in einen Irrthum, ich übersah, wie alle früheren Forscher, den Zusammenhang zwischen der Bildung der Polzellen und dem Schwund des Keimbläschens, einen Vorgang, der bei meinem Untersuchungsobject schwieriger festzustellen war, weil er bereits im Eierstock abläuft.

In dieser Beziehung traten die vortrefflichen Untersuchungen von Bütschli ergänzend ein, der die Veränderungen des Keimbläschens mit der Bildung der Polzellen in Zusammenhang brachte. Diese waren schon im Jahre 1848 durch Fr. Müller und Lovén entdeckt und von ersterem Richtungsbläschen genannt worden, weil sie stets an der Stelle liegen, wo später die erste Theilfurche erscheint. Auch war ihre weite Verbreitung im Thierreich durch viele Forscher nachgewiesen worden; Bütschli jedoch lenkte zuerst die Aufmerksamkeit auf die eigenthümlichen, im Dotter sich abspielenden Vorgänge, bei deren Deutung er freilich in mehrfacher Hinsicht Irrthümer beging. Er liess sich das ganze Keimbläschen in einen spindelförmigen Kern umwandeln, diesen an die Oberfläche rücken und, indem er in seiner Mitte eingeschnürt wurde, in der Gestalt zweier Richtungskörper durch Contractionen des Dotters nach aussen hervorgestossen werden. Durch diesen Vorgang sollte das Ei kernlos werden und erst in Folge der Befruchtung wieder einen Kern gewinnen.

In zwei weiteren Abhandlungen „zur Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies“ modificirte ich die Bütschli'sche Lehre und brachte sie mit meinen vorausgegangenen Untersuchungen in Einklang, indem ich zeigte, dass das Keimbläschen sich nicht als solches direct in die Kernspindel umwandelt, sondern sich theilweise auflöst, dass die Spindel in einer schwieriger zu untersuchenden Weise aus der Kernsubstanz ihren Ursprung nimmt, dass die Polzellen sich nicht durch Ausstossung der Spindel, sondern durch einen ächten Theilungs- oder Knospungsprocess bilden, dass in Folge dessen auch nach der Abschnürung der zweiten Polzelle das Ei nicht kernlos wird, sondern dass von der im Dotter zurückbleibenden Hälfte der sich theilenden Polspindel der Eikern hervorgeht, welcher mithin in letzter Instanz von Bestandtheilen des Keimbläschens der unreifen Eizelle abstammt.

Bald darauf deutete auch Bütschli die Entwicklung der Richtungskörper als Zellknospung, desgleichen Giard und Fol, welcher eine sehr umfassende und gründliche Untersuchung über die Reifeerscheinungen des thierischen Eies geliefert hat. Später hat sich van Beneden gegen die Deutung des Processes als Zellknospung gewandt, gestützt auf Untersuchungen

an Nematoden; doch können ihm hierin Boveri und O. Zacharias nicht beipflichten, welche eine vollständige Uebereinstimmung zwischen der Entwicklung der Richtungskörper und einem Zelltheilungsprocess auch für die Nematoden nachgewiesen haben.

Als ein neuer Fortschritt ist die Entdeckung von Weismann und von Blochmann zu verzeichnen, dass bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern nur eine einzige Polzelle entsteht.

Wenn hiermit auf morphologischem Gebiet das ursprüngliche Dunkel, in welches die Reifeerscheinungen des Eies eingehüllt waren, aufgehellt worden ist, so tritt jetzt die Frage an uns heran, was für eine physiologische Bedeutung die Reifeerscheinungen haben. Dass das Keimbläschen in einzelnen Bestandtheilen eine regressive Metamorphose erfährt, ist leicht verständlich, da eine derbe Kernmembran und eine reichliche Ansammlung von Kernsaft einem Zusammenwirken von Protoplasma und activer Kernsubstanz bei den Theilungsvorgängen nicht förderlich sein kann. Ihre Auflösung ist gleichsam die Vorbedingung für eine erneute Thätigkeit des Kerninhalts. Aber welche Rolle soll man den Polzellen zuertheilen? Warum wird bei der Parthenogenese nur eine einzige Polzelle gebildet, bei der befruchtungsbedürftigen Eizelle aber ihrer zwei bis drei? Wenn ferner dem reifen Ei die befruchtende Samenzelle gleichwerthig ist, welches Gebilde entspricht dann dem unreifen Ei? Werden bei der Samenreife auch Polzellen abgeschieden? Auf alle diese Fragen werden uns die beiden folgenden Abschnitte die Antwort geben.

2. Vergleich der Ei- und Samenbildung.

Um die einander entsprechenden Stadien in der Ei- und Samenbildung ausfindig machen und mit einander vergleichen zu können, sind die Geschlechtsorgane der Nematoden mehr als jedes andere bisher bekannt gewordene Object geeignet.

Die Geschlechtsorgane der Nematoden stellen lange Röhren dar, in deren blindem Ende sich die jüngsten Keimzellen finden und sich von dieser Stelle an bis zum Ausführungsgang allmählich zu reifen Geschlechtsproducten umwandeln, der Art, dass alle einzelnen Entwicklungsstadien der Reihe nach auf einander folgen. Zweckmässiger Weise unterscheidet man sowohl in der Hoden-, wie in der Eierstocksröhre drei Hauptabschnitte, eine Keimzone, eine Wachsthums- und eine Reifezone.

In der Keimzone sind entweder die ausserordentlich kleinen Ursamenzellen (Spermatogonien, La Valette) oder die Ureier (Ovogonien, Boveri) eingeschlossen, die beim Hoden und Eierstock sich zum Verwechseln gleichen. Sie vermehren sich sehr lebhaft auf dem Wege der Kernsegmentirung. Hierbei werden in den Geschlechtsorganen von Ascaris megalocephala bivalens stets 4 Muttersegmente gebildet, die durch Längsspaltung in 2 Gruppen von 4 Tochtersegmenten zerfallen und so auf die Tochterzellen vertheilt werden. Die Zahl der Kernsegmente ist also genau die gleiche, wie bei der befruchteten, in Theilung begriffenen Eizelle.

Wenn dann die durch Theilung sich fortwährend vervielfältigenden Keimzellen aus der ersten Zone in den zweiten Abschnitt der Geschlechtsröhren eintreten, hören sie auf, sich weiter zu vermehren, wachsen dagegen durch Substanzaufnahme zu beträchtlicher Grösse heran, erhalten

einen sehr ansehnlichen, bläschenförmigen Kern und können jetzt als Ei- und Samenmutterzellen (Ovocyten, Boveri, Spermatocyten, La Valette) bezeichnet werden.

Nach diesem Ruhestadium, das längere Zeit währt, gelangen die Eimutterzellen, welche durch reichliche Dotterbildung ihre definitive Grösse erreicht haben, und ebenso die Samenmutterzellen, welche an Grösse hinter den Eiern beträchtlich zurückgeblieben sind, in den dritten Abschnitt, in die Reife- oder Theilzone. In beiden Geschlechtern bereitet sich jetzt der grosse bläschenförmige Kern zu einem neuen, in seiner Art eigenthümlichen Theilungsprocess vor.

Während bei der Vorbereitung zu einer gewöhnlichen Theilung sich 4 Muttersegmente aus dem Kerngerüst anlegen und dann sich in 2 Gruppen von 4 Tochtersegmenten spalten, ist im Keimbläschen der Ei- und Samenmutterzelle (Fig. 21 *I* u. Fig. 23 *I*) schon vor der Auflösung seiner Membran die färbbare Kernsubstanz gleich auf 8 Segmente vertheilt, von denen je 4 zu einer Gruppe oder zu einem Bündel unter einander vereinigt sind. Man hat diese sehr charakteristische Anordnung, welche in den verschiedensten Abtheilungen des Thierreichs schon nachgewiesen worden ist, in passender Weise als „Vierergruppe“ bezeichnet.

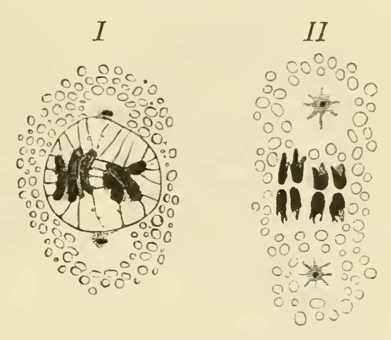


Fig. 21. **Zwei Kerne von Samenmutterzellen von Ascaris megalocephala bivalens** in Vorbereitung zur Theilung.

Der Reifeprocess besteht nun darin, dass die in einer Vierergruppe vereinigten Kernsegmente auf 4 Zellen vertheilt werden, von denen jede 1 Segment erhält. Es geschieht dies durch 2 Zelltheilungen, die sich unmittelbar auf einander folgen, ohne dass der Kern in den bläschenförmigen Zustand der Ruhe übergeht, und ohne dass dabei eine erneute Spaltung der schon im Keimbläschen vorbereiteten Segmente eintritt.

Im Einzelnen finden dabei geringfügige Verschiedenheiten in der Theilung der Ei- und Samenmutterzellen statt.

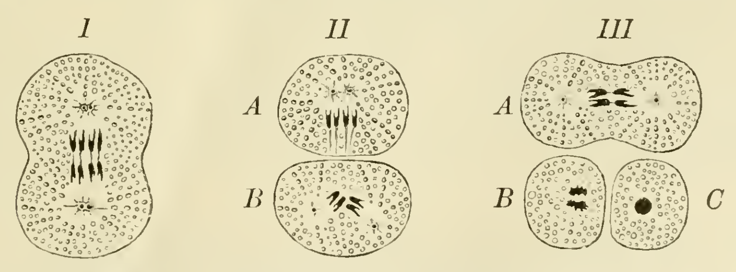


Fig. 22. **Schema für die Entstehung der Samenzellen aus einer Samenmutterzelle von Ascaris megalocephala bivalens.**

I Theilung der Samenmutterzelle in 2 Samentochterzellen. *II* Die beiden Samentochterzellen (*A* u. *B*) bereiten sich gleich nach der ersten Theilung zu einer zweiten Theilung vor. *III* Die Samentochterzelle *A* theilt sich in 2 Samenenkelzellen. *B* u. *C* 2 Samenenkelzellen.

Bei der Samenmutterzelle kommt die Kerntheilungsfigur nach der Auflösung des Keimbläschens in die Mitte des Zellkörpers zu liegen (Fig. 21 u. Fig. 22 *I*). Zwischen den beiden Centralkörperchen ordnen sich die 2 Gruppen von 4 Kernsegmenten so an, dass von jeder Gruppe 2 Segmente nach dem einen, 2 Segmente nach dem anderen Centralkörperchen zugewandt sind. So erhält durch diese erste Theilung jede Tochterzelle 4 paarweise verbundene Segmente (Fig. 22 *II A*, *B*). Ohne Pause theilt sich darauf wieder das Centralkörperchen in 2 auseinanderweichende Hälften, zwischen denen sich die Segmentpaare zu einer zweiten Kernfigur anordnen in der Weise, dass von jedem Paare die Segmente nach entgegengesetzten Polen orientirt sind (Fig. 22 *II* B u. *III A*). Daher erhält durch die zweite Theilung jede Enkelzelle 2

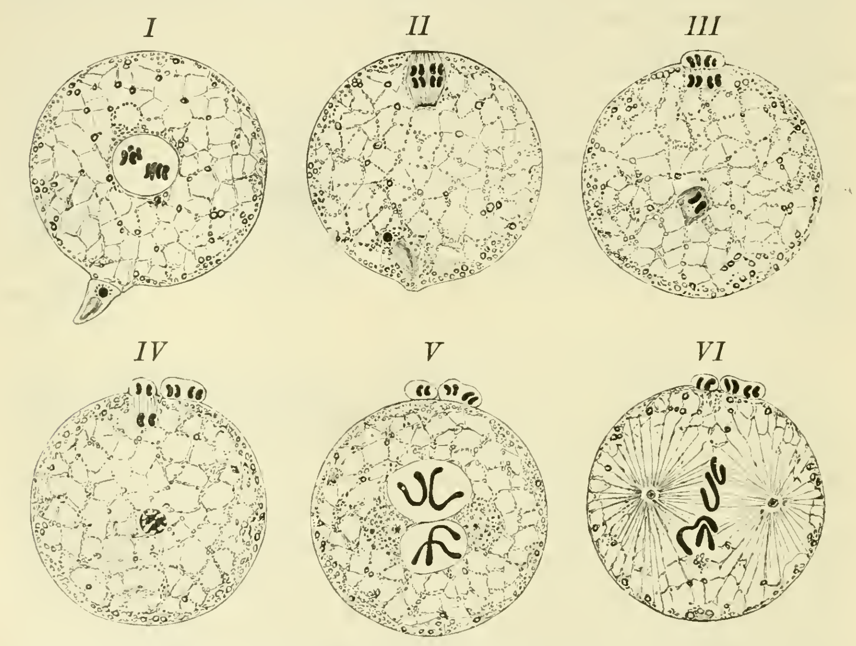


Fig. 23. **Schema für die Bildung der Polzellen und die Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala bivalens.**

I Ei mit Keimbläschen und einem seiner Oberfläche aufsitzenden Samenkörper. *II* Ei, bei welchem sich aus dem Keimbläschen die erste Polspindel gebildet hat und der Samenkörper in die Oberfläche des Dotters eingedrungen ist. *III* Ei, bei welchem sich die erste Polzelle gebildet hat. *IV* Ei, bei welchem sich die zweite Polzelle abschnürt und der Samenkörper bis in die Mitte des Dotters gewandert ist. *V* Ei mit 2 Polzellen, mit Eikern und Samenkern, in welchem sich das Chromatin in je 2 Kernsegmenten angeordnet hat. *VI* Ei, in welchem sich die Kernspindel mit 4 Kernsegmenten ausgebildet hat, von welchen 2 vom Eikern, 2 vom Samenkern abstammen.

einzelne Kernsegmente (Fig. 22 *III B*), und zwar ein Viertel von jeder der im Keimbläschen vorbereiteten Vierergruppen (Fig. 21 *I*).

Die 4 Enkelzellen wandeln sich allmählich zu den reifen Samenkörperchen um, indem aus beiden Kernsegmenten ein kleiner, compacter, kugliger Kern (Fig. 22 *III C*) wird, in welchem wahrscheinlich auch das Centralkörperchen der letzten Theilungsfigur, die Grundlage für das bei der Befruchtung wieder auftauchende, männliche Centralkörperchen

(siehe die Darstellung des Befruchtungsprocesses, Seite 42), mit eingeschlossen wird.

Bei der Eimutterzelle (Fig. 23 *I*) rückt nach der Auflösung des Keimbläschens die Kerntheilungsfigur an die Oberfläche des Dotters empor (Fig. 23 *II*), und hier finden wie bei der Samenmutterzelle 2 auf einander folgende Theilungen statt, die nur das Eigenthümliche haben, dass die Theilproducte von ungleicher Grösse sind (vergleiche auch die Beschreibung des Echinodermeneies S. 31 u. Fig. 17). In Folge der ersten Theilung entsteht eine Eitochterzelle und die erste Polzelle (Fig. 23 *III*), auf welche die 8 Kernsegmente in derselben Weise wie bei den Samentochterzellen vertheilt werden. Die sich ohne Pause daran anschliessende zweite Theilung liefert die Eienkelzelle und die zweite Polzelle (Fig. 23 *IV*), von denen eine jede jetzt nur 2 einzelne Kernsegmente erhält. Bei manchen Thieren (Hirudineen, Mollusken etc.) theilt sich gleichzeitig auch die erste Polzelle noch einmal. Wäre dies bei Ascaris megalocephala der Fall, so würden wie aus der Samenmutterzelle, so auch aus der Eimutterzelle 4 Enkelzellen entstanden sein, die reife Eizelle und die drei Polzellen, von denen eine jede mit 2 einzelnen Kernsegmenten ausgestattet ist.

Aus der Vergleichung der Ei- und Samenbildung lässt sich daher mit Sicherheit folgende Theorie begründen:

Die Polzellen sind Abortiveier, die durch einen letzten Theilungsprocess aus der Eimutterzelle in derselben Weise wie die Samenzellen aus der Samenmutterzelle entstehen. Während alle Theilproducte der letzteren als befruchtungsfähige Samenkörper Verwendung finden, entwickelt sich von den 4 Theilproducten der Eimutterzelle eins zum Ei, indem es sich der ganzen Dottermasse bemächtigt auf Kosten der übrigen, die sich in rudimentärer Gestalt als Polzellen erhalten.

Dass die rudimentären Zellen in der Entwicklung nicht ganz unterdrückt worden sind, sondern mit so auffallender Constanz in allen Classen des Thierreichs, ja sogar in Abtheilungen des Pflanzenreichs beobachtet werden, erklärt sich aus der hohen physiologischen Bedeutung, welche der letzte Theilprocess der Geschlechtsproducte gewonnen hat. Während bei einer gewöhnlichen Zelltheilung von Ascaris megalocephala (Keimzelle, befruchtete Eizelle etc.) jede Theilhälfte, wie wir schon gesehen haben, 4 Tochtersegmente erhält, geht die reife Ei- und Samenzelle aus dem doppelten Theilungsprocess, der die Reife herbeiführt, mit nur 2 Kernsegmenten hervor. Eikern und Samenkern besitzen daher nur die halbe Masse des Chromatins (Nucleïns) und die halbe Zahl der Kernsegmente eines Normalkerns. Der bei der Reife der Geschlechtsproducte stattfindende, in seiner Art einzig dastehende Theilprocess kann seinem Wesen nach mit einem von Weismann vorgeschlagenen Worte als „Reductionstheilung“ bezeichnet werden.

Eine solche Reduction ist, wie wir im folgenden Abschnitt gleich sehen werden, eine Vorbedingung für den Befruchtungsprocess.

Durch die mitgetheilten Ergebnisse kann unsere Kenntniss von den Reifeerscheinungen der Geschlechtsproducte noch nicht als abgeschlossen

betrachtet werden. Besonders ist es ein Problem, welches augenblicklich auf der Tagesordnung der Forschung steht, die Frage nämlich, wie in den Kernen der Ei- und Samenmutterzellen die eigenthümlichen „Vierergruppen" (Fig. 21 u. 23 *1*) entstanden sind, welche man in den verschiedenen Thierabtheilungen bei Beginn der Reifeperiode nachgewiesen hat.

Zur Zeit sind auf die Frage zwei verschieden lautende Antworten gegeben worden, zu welchen das Studium zweier verschiedener Objecte geführt hat.

Nach Brauer, welcher Ascaris megalocephala untersucht hat, nehmen aus dem Kerngerüst der Samenmutterzelle am Ende der Wachsthumsperiode so viele Kernfäden ihren Ursprung, als später „Vierergruppen" vorhanden sind, bei Ascaris meg. bivalens also zwei, bei Ascaris univalens nur einer. Jeder Kernfaden liefert eine Vierergruppe dadurch, dass er sich zweimal der Länge nach spaltet und dass die Spaltproducte, welche durch Linin theilweise unter einander verbunden bleiben, sich allmählich ausserordentlich verkürzen und zu den dicken, etwas gekrümmten Stäbchen werden.

Zu einer im Princip hiervon wesentlich verschiedenen Auffassung gelangte Rückert auf Grund sehr sorgfältiger Untersuchungen über die Reifeprocesse im Ei des Crustaceen Cyclops (Fig. 24—27). Hier ordnet sich zuerst auch wie bei Ascaris während der Wachsthumsperiode des Eies die chromatische Substanz in gesonderte Fäden an, deren Zahl der Anzahl der späteren 8 Vierergruppen entspricht. Abweichend aber von den für Ascaris gemachten Angaben Brauer's erfährt ein solcher Faden nur einmal eine Längsspaltung (Fig. 24). Man beobachtet daher im Keimbläschen von Cyclops eine Zeit lang 8 lange, feine Doppelfäden, später verkürzen sich dieselben allmählich ebenfalls zu dicken, kleinen



Fig. 24.



Fig. 25.

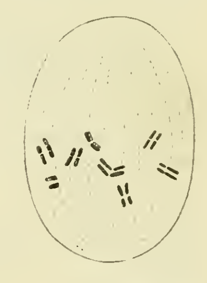


Fig. 26.



Fig. 27.

Fig. 24. **Keimbläschen eines Ovarialeies von Cyclops strenuus,** in welchem 8 Paar langer, feiner Chromatinfäden enthalten sind. Nach Rückert.

Fig. 25. **Keimbläschen eines weiter entwickelten Ovarialeies von Cyclops strenuus,** in welchem sich die paarweise verbundenen Chromatinfäden erheblich verkürzt und dafür verdickt haben. Jeder Faden zeigt in seiner Mitte eine Quertheilung, wodurch die Anlage einer Vierergruppe von Kernsegmenten entstanden ist. Nach Rückert.

Fig. 26. **Das Keimbläschen des Eies von Cyclops strenuus** ist in Umbildung zur Spindel begriffen. Die Vierergruppen von Kernsegmenten, die sich weiter verkürzt haben, begeben sich nach dem Aequator der Spindelfasern. Nach Rückert.

Fig. 27. **An der Oberfläche des Eies gelegene Richtungsspindel von Cyclops strenuus mit 8 Vierergruppen.** Nach Rückert.

Stäbchen (Fig. 25) und erfahren hierbei noch in ihrer Mitte eine Quertheilung (Fig. 26 u. 27). „Die letztere,“ meint Rückert, „würde den Ausfall an Segmenten wieder decken, der durch das Ausbleiben einer Quertheilung beim Zerfall des continuirlichen Knäuels hervorgerufen war und könnte daher als eine verspätete Segmentirung aufgefasst werden. Sie würde die bis dahin vorhandenen „Doppelsegmente“ wieder in je 2 einfache Segmente, in gewöhnliche Chromosomen zerlegen, wenn auch zunächst in unvollständiger Weise, denn die letzteren werden zunächst noch durch eine Lininverbindung zusammengehalten. Infolge der hinzugekommenen Längsspaltung erscheinen diese Doppelsegmente viertheilig.“

Bei der ersten Theilung der Richtungsspindel werden die durch Längsspaltung entstandenen Tochtersegmente auf die Pole vertheilt. Bei der zweiten Theilung dagegen werden die Querstücke der ursprünglichen Vierergruppe von einander getrennt.

Welche von den beiden referirten Ansichten das Richtige getroffen hat, muss erst noch durch weitere Untersuchungen entschieden werden.

Geschichte. Ueber das Wesen und die Aufgabe der Polzellen sind viele Hypothesen aufgestellt worden, von denen ich nur die bedeutendsten hervorhebe:

Balfour, Sedgwick Minot, van Beneden und Andere sprachen die Ansicht aus, dass das unreife Ei, wie jede andere Zelle, ursprünglich hermaphrodit sei und sich durch die Entwicklung der Polzellen gleichsam der männlichen Bestandtheile seines Kerns entledige, welche darauf durch die Befruchtung wieder ersetzt würden. Balfour meinte, dass, wenn keine Polzellen gebildet würden, normaler Weise Parthenogenese eintreten müsste.

Weismann theilte, gestützt auf seine Entdeckung bei parthenogenetisch sich entwickelnden Eiern (S. 34), eine Zeit lang der ersten und der zweiten Polzelle eine verschiedene physiologische Function zu. Im Keimbläschen unterschied er zwei verschiedene Arten von Plasma, die er als ovogenes und als Keimplasma bezeichnete. Durch die Bildung der ersten Polzelle liess er nun das ovogene Plasma aus der Eizelle entfernt werden, durch die zweite Polzelle die Hälfte des Keimplasma, welche darauf durch die Befruchtung wieder ersetzt werden solle. Jetzt erblickt Weismann in der Bildung der Polzellen nur eine Vorrichtung, um eine Reduction des Keimplasma auf die Hälfte herbeizuführen. Die Ansicht, dass die Polzellen Abortiveier sind, wurde zuerst durch Mark geäussert. Bütschli und Boveri haben unabhängig von ihm dieselbe Ansicht in verschiedener Weise näher zu begründen versucht. Ich stellte dann 1890 einen auf alle einzelnen Stadien sich erstreckenden Vergleich zwischen Ei- und Samenbildung bei Nematoden an, durch welchen die Lehre, dass die Polzellen rückgebildete Eier sind, sich auf das klarste beweisen lässt.

3. Der Befruchtungsprocess.

Die Vereinigung von Ei- und Samenzelle bezeichnet man als den Befruchtungsvorgang. Derselbe ist, je nach der Wahl der Versuchsthiere, bald sehr schwer, bald ziemlich leicht zu beobachten. Auf grosse Schwierigkeiten stösst die Untersuchung gewöhnlich da, wo die reifen Eier nicht nach aussen abgelegt werden, sondern einen Theil, wenn nicht ihre ganze Entwicklung innerhalb der Ausführwege des mütter-

lichen Organismus durchlaufen. In solchen Fällen muss selbstverständlicher Weise auch die Befruchtung in den Ausführwegen des weiblichen Geschlechtsapparates vor sich gehen, in welche der Samen durch den Act der Begattung eingeführt wird.

Eine innere Befruchtung findet bei fast allen Wirbelthieren mit Ausnahme der meisten Fische und vieler Amphibien statt. Es treffen in der Regel Eier und Samenfäden bei dem Menschen und den Säugethieren im Anfangstheil der Eileiter zusammen, desgleichen bei den Vögeln im ersten der vier oben unterschiedenen Abschnitte (S. 16) zu einer Zeit, wo sich der Dotter noch nicht mit der Eiweisshülle und der Kalkschale umgeben hat.

Der inneren steht die äussere Befruchtung gegenüber, welche die einfachere und ursprünglichere ist und bei vielen im Wasser lebenden, wirbellosen Thieren, sowie gewöhnlich bei Fischen und Amphibien vorkommt. Hier werden die beiderlei, meist in grosser Menge erzeugten Geschlechtsproducte, indem Weibchen und Männchen sich nahe bei einander aufhalten, direct in das Wasser entleert, woselbst die Befruchtung ausserhalb des mütterlichen Organismus stattfindet. Der ganze Vorgang ist daher der Beobachtung viel mehr zugänglich. Der Experimentator hat es hier in seiner Hand, die Befruchtung künstlich auszuführen und so genau den Zeitpunkt zu bestimmen, in welchem Ei und Samen zusammentreffen sollen. Er braucht nur von einem Weibchen reife Eier in einem Uhrschälchen mit Wasser zu sammeln, desgleichen in einem zweiten Uhrschälchen reifen Samen von einem Männchen und dann in geeigneter Weise beide zu mischen. In dieser Art wird die künstliche Befruchtung in der Fischzucht vielfach praktisch geübt.

Zum Zweck wissenschaftlicher Untersuchung ist die Auswahl der besonderen Thierart von grosser Bedeutung. Es liegt auf der Hand, dass Thiere mit grossen, undurchsichtigen Eiern sich nicht empfehlen, dagegen diejenigen Arten sehr geeignet sind, deren Eier so klein und durchsichtig sind, dass man sie unter dem Mikroskop mit den stärksten Vergrösserungen beobachten und jedes Fleckchen dabei durchmustern kann. Solche ganz vorzüglichen Untersuchungsobjecte bieten uns viele im Meerwasser lebende Echinodermenarten. An ihnen hat man in Folge dessen auch zuerst einen genaueren Einblick in die Befruchtungsvorgänge gewonnen. Sie mögen daher auch im Folgenden zum Ausgangspunkt und zur Grundlage unserer Darstellung dienen.

a) Befruchtung des Echinodermen-Eies.

Bei den meisten Echinodermen werden die sehr kleinen, durchsichtigen Eier in völlig reifem Zustande in das Meerwasser abgelegt, nachdem sie bereits die Polzellen gebildet (Seite 31) und einen kleinen Eikern erhalten haben. Sie sind nur von einer weichen, für die Samenfäden leicht durchgängigen Gallerthülle umgeben (Fig. 28).

Die Samenfäden sind ausserordentlich klein und bestehen, wie es bei den meisten Thieren der Fall ist, 1) aus einem einer Spitzkugel ähnlich aussehenden Kopf, 2) aus einem kleinen, darauf folgenden Kügelchen, dem Mittelstück oder Hals, und 3) aus einem feinen, contractilen Faden. Der Kopf enthält Nucleïn oder Chromatin, das Mittelstück Paranucleïn und der Faden ist umgewandeltes Protoplasma, einer Geissel vergleichbar.

Werden im Meerwasser die beiderlei Geschlechtsproducte mit ein-

ander vermischt, so setzen sich sofort viele Samenfäden an die Gallerthülle eines Eies an: von diesen befruchtet aber normaler Weise nur ein einziger, und zwar derjenige, welcher sich zuerst durch die pendelnden Bewegungen seines Fadens der Eioberfläche genähert hat (Fig. 28 *A*—*C*). Wo er mit der Spitze seines Kopfes an diese anstösst, erhebt sich das hyaline Protoplasma, welches die Eirinde bildet, zu einem kleinen Höcker, dem **Empfängnisshügel**. Hier bohrt sich der Kopf, getrieben von den pendelnden Bewegungen des Fadens, in das Ei hinein.

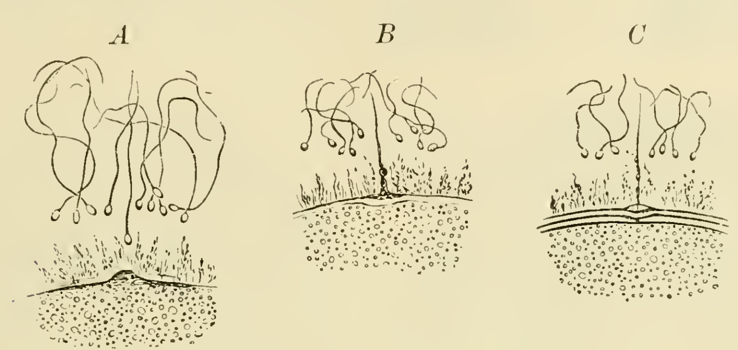


Fig. 28. *A*, *B*, *C* **Kleinere Abschnitte von Eiern von Asterias glacialis** nach Fol.

Die Samenfäden sind bereits in die Schleimhülle, welche die Eier überzieht, eingedrungen. In *A* beginnt sich eine Vorragung gegen den am weitesten vorgedrungenen Samenfaden zu erheben. In *B* sind Vorragung und Samenfaden zusammengetroffen. In *C* ist der Samenfaden in das Ei eingedrungen. Es hat sich jetzt eine Dottermembran mit einer kraterförmigen Oeffnung gebildet.

Gleichzeitig löst sich während des Einbohrens des Samenfadens eine feine Membran (Fig. 28 *C*) von der ganzen Oberfläche des Dotters, vom Empfängnisshügel beginnend, ringsum ab und wird durch einen immer grösser werdenden Zwischenraum getrennt. Der Zwischenraum entsteht wahrscheinlich dadurch, dass sich in Folge der Befruchtung das Eiplasma zusammenzieht und Flüssigkeit (wohl den nach dem Schwund des Keimbläschens vertheilten Kernsaft) nach aussen presst.

Für den Befruchtungsact hat die Entstehung einer Dotterhaut insofern eine grosse Bedeutung, als sie ein Eindringen anderer männlicher Elemente unmöglich macht. Von den anderen in der Gallerthülle hin und her schwingenden Samenfäden gelangt jetzt kein einziger mehr in das befruchtete Ei hinein.

Der äusseren Copulation der beiden Zellen schliessen sich Vorgänge im Innern des Dotters an, welche als **innerer Befruchtungsact** zusammengefasst werden können.

Der Faden hört zu schlagen auf und entzieht sich bald der Wahrnehmung, der Kopf aber dringt langsam weiter in den Dotter hinein (Fig. 29 *A*) und schwillt dabei durch Aufnahme von Flüssigkeit (Fig. 29 *B*) zu einem kleinen Bläschen an, das man, da sein wesentlicher Bestandtheil das Chromatin des Samenfadenkopfes ist, kurzweg als **Samenkern** bezeichnen kann, wie er sich denn auch in Carmin etc. sehr intensiv färben lässt. Unmittelbar vor ihm, an seiner nach der Eimitte zu gerichteten Seite (Fig. 29 *A* u. *B*) ist neuerdings von Fol noch ein viel kleineres Kügelchen nachgewiesen worden, um welches sich der Dotter

in radiären Bahnen anzuordnen beginnt (Fig. 30) und eine allmählich immer schärfer ausgeprägte und auf grössere Entfernung hin ausgedehnte Strahlenfigur (einen Stern) bildet. Wahrscheinlich leitet es sich von dem Mittelstück des Samenfadens ab; es hat von FOL den Namen des Spermacentrums (männliches Centralkörperchen) erhalten. Ein entsprechendes Kügelchen ist auch dicht am Eikern, an seiner vom Samenkern abgewandten Seite zu entdecken, das Ovocentrum von FOL (weibliches Centralkörperchen). (Fig. 32 *I*.)

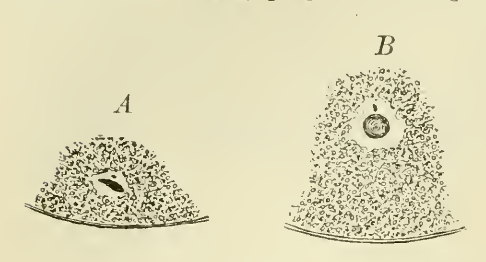


Fig. 29. *A* u. *B* **Je ein Stück eines Durchschnittes durch ein befruchtetes Ei von Asteracanthion. Dem Samenkern wandert ein Centralkörperchen (Spermacentrum) voraus.** Nach FOL.

Jetzt beginnt ein interessantes Phänomen das Auge des Beobachters zu fesseln (Fig. 30 u. 31). Ei- und Samenkern ziehen sich gleichsam gegenseitig an und wandern mit wachsender Geschwindigkeit durch den Dotter einander entgegen: der Samenkern (*sk*), dem seine Strahlung mit dem in ihm eingeschlossenen Centralkörperchen stets voranschreitet, verändert rascher seinen Ort, langsamer der Eikern (*ek*) mit seinem Centralkörperchen. Bald treffen sich beide in der Mitte des Eies und werden hier zunächst von einem körnchenfreien Protoplasmahof und nach aussen von diesem von einer gemeinsamen Strahlung eingeschlossen (Sonnenstadium und Aureola von FOL).

Im Laufe von 20 Minuten verschmelzen darauf Ei- und Samenkern untereinander zum einfachen Keim- oder Furchungskern (Fig. 32 *I—IV*); erst legen sie sich dicht aneinander (Fig. 32 *I*), platten sich an der Berührungsfläche gegenseitig ab (Fig. 32 *II*) und verlieren dann ihre Abgrenzung gegen einander unter Bildung eines gemeinsamen Kernraumes. In diesem ist die vom Samenfaden abstammende Substanz

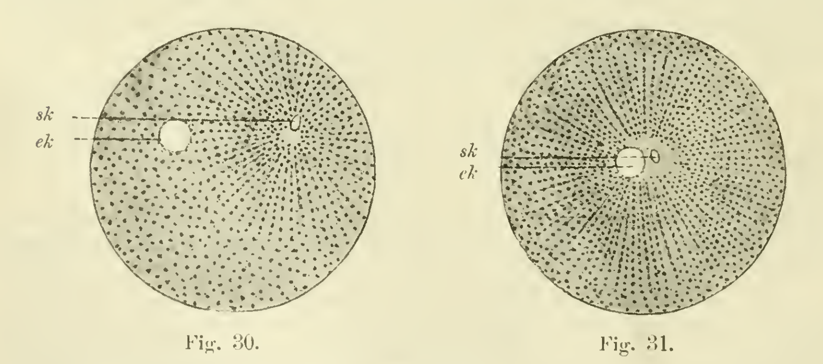


Fig. 30. **Befruchtetes Ei eines Seeigels.**
Der Kopf des eingedrungenen Samenfadens hat sich in den von einer Protoplasmastrahlung eingeschlossenen Samenkern (*sk*) umgewandelt und ist dem Eikern (*ek*) entgegengerückt.

Fig. 31. **Befruchtetes Ei eines Seeigels.**
Der Samenkern *sk* und der Eikern *ek* sind nahe zusammengerückt und sind beide von einer Protoplasmastrahlung umgeben.

noch längere Zeit als eine abgesonderte, körnige, in Farbstoffen sich lebhaft imbibirende Chromatinmasse zu erkennen.

Der Vereinigung von Ei- und Samenkern folgt die Verschmelzung der Centralkörperchen (Fig. 32 *I*) bald auf dem Fusse nach. Dieselben liegen, in dem homogenen Protoplasmahof eingeschlossen, an entgegengesetzten Punkten des Keimkerns (Fig. 32 *II*); sie strecken sich alsbald in tangentialer Richtung zu seiner Oberfläche, nehmen die Form einer Hantel an und theilen sich schliesslich in zwei Hälften, die nach entgegengesetzten Richtungen auseinanderweichen (Fig. 32 *III*) und dabei einen Viertheil des Umkreises des Keimkerns zurücklegen.

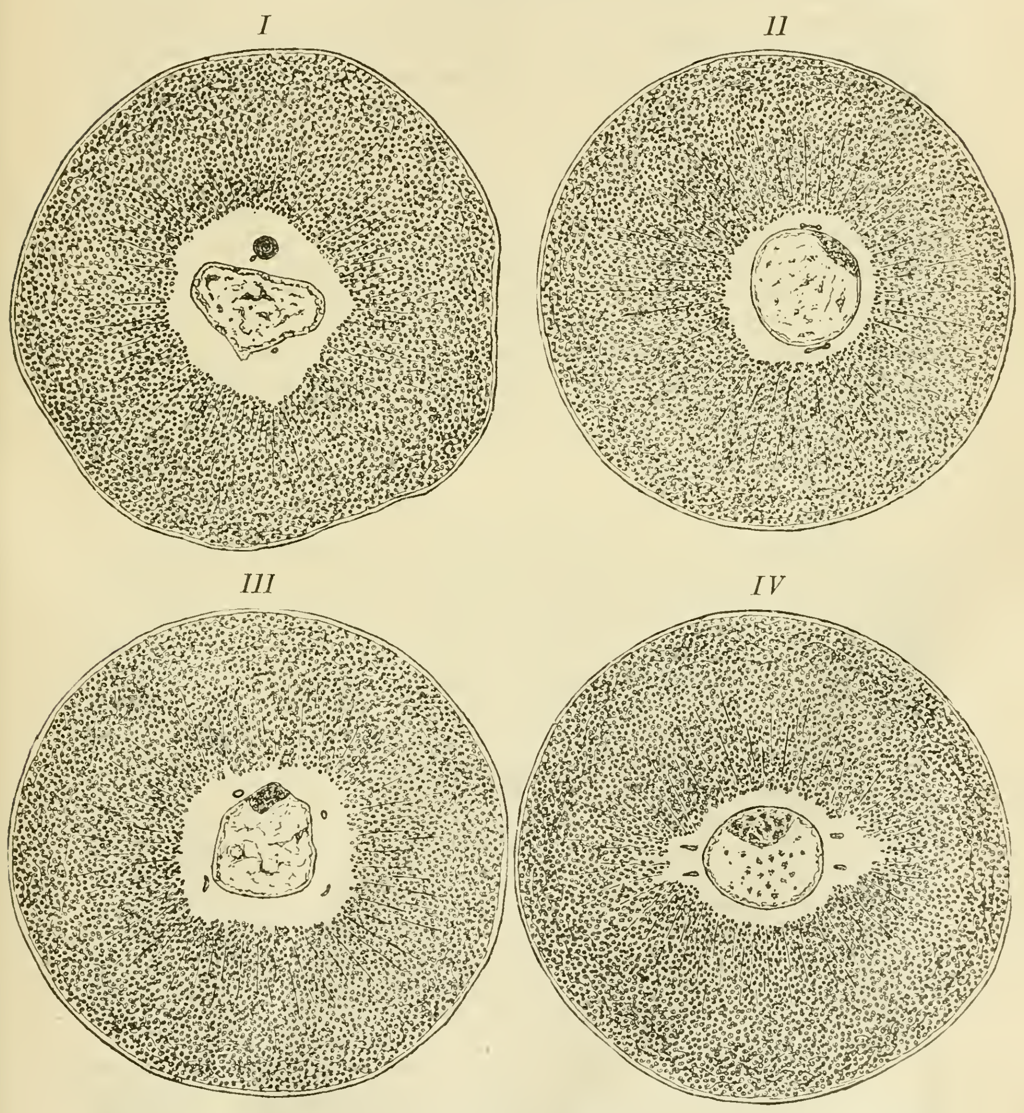


Fig. 32. **Vier befruchtete Eier von Seeigeln,** welche die „quadrille des centres" nach Fol zeigen.

Bei dieser kreisenden Bewegung (Quadrille von Fol) nähern sich die beiden auseinanderweichenden Theilhälften des männlichen Centralkörperchens den entsprechenden Theilhälften des weiblichen Centralkörperchens und treffen in einer Ebene des Kerns zusammen, welche unter rechtem Winkel die Ebene schneidet, durch welche ihre Ausgangsstellung bezeichnet wurde (Fig. 32 *IV*). Hier verschmelzen sie unter einander zu den Centralkörperchen der ersten Theilungsfigur. Hiermit kann der Befruchtungsvorgang als abgeschlossen betrachtet werden, da alle weiteren Veränderungen mit der Kerntheilung unmittelbar zusammenhängen.

Die von Fol entdeckte „Quadrille der Centralkörperchen" hat durch Untersuchungen von Boveri, von Wilson und Mathews, welche sich gleichfalls mit dem Echinodermenei beschäftigt haben, keine Bestätigung gefunden. Dagegen lässt sich zu Gunsten der Fol'schen Angaben anführen, dass der Botaniker Guignard den gleichen Vorgang bei der Befruchtung des Phanerogameneies beobachtet hat. (Vergleiche Seite 49.)

Ausgedehntere Untersuchungen in dieser schwierigen Frage sind um so mehr erwünscht, als auch für andere Objecte die Befunde noch sehr widersprechende sind. Boveri lässt bei Ascaris megalocephala die Centralkörperchen der Eizelle zu Grunde gehen und das Centralkörperchen der ersten Furchungsspindel durch den Samenkörper bei der Befruchtung in das Ei neu eingeführt werden. Das Gleiche berichtet Mead für das Ei von Chaetopterus. Auf der anderen Seite aber hat Wheeler ein geradezu entgegengesetztes Verhalten beim Ei von Myzostoma gefunden. Hier konnte er am eingedrungenen Samenkern keine Spur eines Centralkörperchens nachweisen, während er am Eikern ein solches fand und die Centralkörperchen der ersten Furchungsspindel durch Theilung bilden sah.

Nachdem zuerst an Echinodermeneiern die Copulation von Ei- und Samenkern festgestellt war, sind bald auch entsprechende Befruchtungsvorgänge an zahlreichen anderen Objecten in mehr oder minder erschöpfender Weise beobachtet worden, bei Coelenteraten und bei Würmern (Nussbaum, van Beneden, Carnoy, Zacharias, Boveri, Platner), bei Mollusken, Arthropoden (Henking, Platner, Brauer etc.) und bei Wirbelthieren. Was letztere betrifft, so hat man bei Petromyzon das Eindringen eines Samenfadens in das Ei durch eine besonders präformirte Mikropyle in der Dotterhaut genau verfolgen können (Calberla, Kupffer, Benecke und Böhm). Bei Amphibien gelang es gleichfalls, den Nachweis zu führen, dass nach der Befruchtung sich am animalen Pole ein Samenkern bildet, und dass derselbe, umhüllt von einem Pigmenthof, der von der Dotterrinde abstammt, auf einen zweiten, tiefer gelegenen Eikern zurückt und mit ihm verschmilzt (O. Hertwig, Bambeke, Born, Fick). Bei Säugethieren findet die Befruchtung im Anfang der Eileiter statt. Auch für sie ist der Nachweis erbracht worden, dass nach der Ablösung der Polzellen vorübergehend 2 Kerne in der Eizelle zu sehen sind und dass beide im Centrum des Eies sich zum Furchungskern verbinden (van Beneden, Tafani, Sobotta).

Es ist hier der Ort, auch in Kürze der sogenannten Mikropylen zu gedenken. Bei manchen Thieren (bei Arthropoden, bei Fischen etc.) sind die Eier, ehe sie befruchtet werden, von einer dicken und festen, für die Samenfäden undurchdringlichen Hülle eingeschlossen. Um nun

die Befruchtung zu ermöglichen, finden sich hier an einer bestimmten Stelle der Eihülle bald eine, bald mehrere kleinere Oeffnungen (Mikropylen), an denen sich die Samenfäden ansammeln, um in das Innere des Eies hineinzuschlüpfen.

In der Literatur des Befruchtungsprocesses spielt das Ei der Nematoden seit einigen Jahren mit Recht eine grosse Rolle. Besonders aber ist das Ei vom Pferdespulwurm (Ascaris megalocephala), welches van Beneden zum Gegenstand einer ausgezeichneten Monographie gemacht hat, ein ganz vorzügliches Object, insofern es nicht nur zu jeder Jahreszeit und allerorten zur Untersuchung erhalten werden kann, sondern auch das Eindringen des Samenkörpers und sein weiteres Schicksal auf das Genaueste Schritt für Schritt zu verfolgen gestattet. Da ausserdem auch der Befruchtungsprocess bei Ascaris megalocephala manche Besonderheiten im Einzelnen darbietet, wird sich ein genaueres Eingehen auf ihn rechtfertigen und empfehlen.

b) Befruchtung des Eies von Ascaris megalocephala.

Beim Spulwurm, bei welchem die Geschlechter auf zwei Individuen getrennt sind, findet eine Begattung und eine Befruchtung des Eies im Innern der weiblichen Geschlechtswege statt. In einem ihrer Abschnitte, welcher zu einer Art Gebärmutter ausgeweitet ist, sind reife Samenkörper in grosser Anzahl anzutreffen. Dieselben weichen in hohem Grade von dem Aussehen ab, welches die männlichen Samenelemente gewöhnlich im Thierreich darbieten; denn sie sind anscheinend unbeweglich, lassen

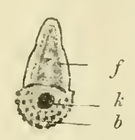


Fig. 33. **Samenkörper von Ascaris megalocephala** nach van Beneden.
k Kern. *b* Basis des Kegels, mit welchem die Anheftung am Ei erfolgt. *f* Fettglänzende Substanz.

sich nach ihrer Form einem Kegel, einer Spitzkugel oder einem Fingerhut vergleichen (Fig. 33) und bestehen zum Theil aus einer körnigen (*b*), zum Theil aus einer homogenen, glänzenden Substanz (*f*) und aus einem kleinen, kugligen Körper von Kernsubstanz (*k*), welche an der Basis des Kegels in die körnige Masse eingebettet ist.

Wenn die kleinen, membranlosen Eier in den als Gebärmutter bezeichneten Abschnitt eintreten, geht sogleich die Befruchtung vor sich. Ein Samenkörper, der mit seinem basalen Ende geringe, amöboide Bewegungen ausführen kann (Schneider), setzt sich an die Oberfläche des Dotters an (Fig. 34). Wo die Berührung mit dem Ei zuerst stattfindet, bildet sich auch hier wieder wie bei den Echinodermen ein besonderer Empfängnisshügel aus. An diesem schiebt sich der Samenkörper, ohne dabei seine Gestalt wesentlich zu verändern, allmählich tiefer in den Dotter hinein, bis er von ihm allseitig eingeschlossen ist (Fig. 34 u. 35 *sk*).

Während so die beiden Geschlechtsproducte äusserlich verschmelzen, ist das Ei selbst noch nicht reif, weil es noch das Keimbläschen besitzt (Fig. 34 *kb*), beginnt aber jetzt sofort in die Eireife dadurch einzutreten, dass es sich anschickt, in der früher beschriebenen Weise (S. 39) die Polzellen zu bilden.

Mittlerweile hat sich der Samenkörper von seiner Eintrittsstelle in das Ei (Fig. 34 u. 35 *sk*) immer mehr entfernt und ist endlich in die Mitte des Dotters (Fig. 36 *sk* u. Fig. 23 *III*), etwa in die Gegend gerückt, wo sich das Keimbläschen vor seiner Wanderung an die Ober-

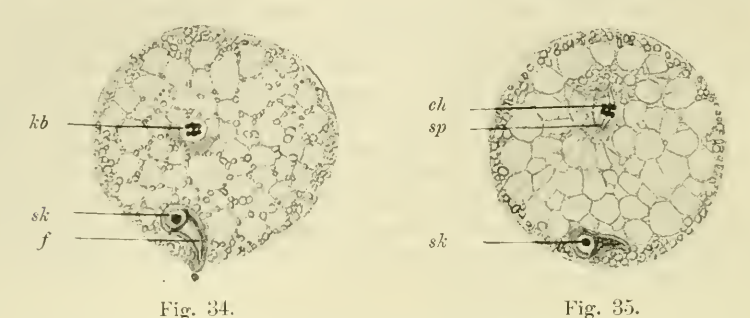


Fig. 34. Fig. 35.

Fig. 34. **Eben befruchtetes Ei von Ascaris megalocephala** nach VAN BENEDEN.
sk Eingedrungener Samenkörper mit dem Samenkern. *f* Fettglänzende Substanz des Samenkörpers. *kb* Keimbläschen.

Fig. 35. **Ein an Figur 34 sich anschliessendes, etwas älteres Stadium eines befruchteten Eies von Ascaris megal.** nach VAN BENEDEN.
sk Samenkörper, etwas tiefer in die Dotterrinde eingedrungen. *sp* Polspindel, die aus dem Keimbläschen entstanden ist. *ch* Chromosomen der Spindel.

fläche befunden hatte; auch hat er in dieser Zeit seine ursprüngliche Form und seine scharfe Abgrenzung gegen den Dotter verloren. Hier entsteht nun aus seinem Chromatin, welches wir oben als kleines, stark färbbares Kügelchen kennen gelernt haben, ein bläschenförmiger Kern (Fig. 23 *IV* u. 37 *sk*), der dieselbe Grösse und Beschaffenheit wie der Eikern gewinnt.

Nach dem raschen und continuirlichen Ablauf dieser Processe tritt gewöhnlich das Ei vom Pferdespulwurm in ein kürzeres oder längeres Ruhestadium ein; es zeigt uns jetzt (vergleiche Fig. 37, welche ein schon weiter entwickeltes Stadium darstellt) an seiner Oberfläche inner-

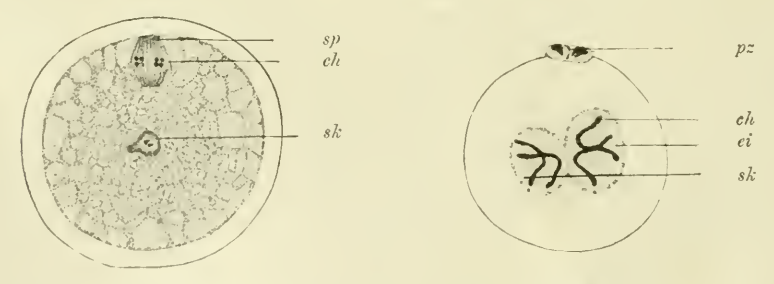


Fig. 36. Fig. 37.

Fig. 36. **Ein noch älteres, auf Figur 35 folgendes Entwicklungsstadium vom Ei von Ascaris megal.** nach BOVERI.
sp Polspindel, welche bis an die Oberfläche des Dotters emporgestiegen ist. *ch* 2×4 Kernsegmente. *sk* Samenkern, bis in die Mitte des Eies gewandert.

Fig. 37. **Ei von Ascaris megalocephala in Vorbereitung zum Furchungsprocess** nach VAN BENEDEN.
pz Zwei Polzellen, die durch einen zweimaligen Knospungsprocess aus der Polspindel (*sp*) der Figur 36 entstanden sind. *ei* Eikern. *sk* Samenkern, schon in Vorbereitung zur Theilung. *ch* Kernsegmente.

halb der Dotterhaut zwei Polzellen (*pz*) und im Innern zwei grosse, bläschenförmige Kerne, den Samenkern (*sk*) und den Eikern (*ei*). Beide sind dicht an einander gerückt, ohne indessen zu verschmelzen. Eine Verbindung der männlichen und weiblichen Kernsubstanzen zu einer gemeinsamen Kernfigur tritt beim Pferdespulwurm erst später ein, wenn der Furchungsprocess des Eies eingeleitet wird.

In Folge dessen und wegen des weiteren Umstandes, dass bei Ascaris megalocephala sich während der Kerntheilung nur wenige, beträchtlich grosse und daher leicht zu zählende Kernsegmente anlegen, war van Beneden in der Lage, unseren Einblick in den Befruchtungsvorgang durch folgende, fundamentale Entdeckung zu vervollständigen:

Bei der Vorbereitung zur ersten Theilspindel wandelt sich das Chromatin im Ei- und Samenkern, während sie noch von einander getrennt sind, in einen feinen Faden um, der sich in mehreren Windungen im Kernraum ausbreitet. Jeder Faden wird darauf in zwei gleich grosse, gewundene Schleifen, in die Kernsegmente, abgetheilt (Fig. 37 u. 23 *V*). Zu beiden Seiten des Kernpaares treten 2 Centralkörperchen (Fig. 23 *V*) auf, deren Herkunft zu beobachten an diesem Object noch nicht geglückt ist.

Jetzt verlieren die beiden bläschenförmigen Kerne ihre Abgrenzung gegen den umgebenden Dotter. Zwischen beiden Centralkörperchen (Fig. 23 *VI*), die von einem Anfangs schwachen, später deutlicher werdenden Strahlensystem umgeben werden, bilden sich Spindelfasern aus und ordnen sich die durch die Auflösung der 2 Kernblasen frei gewordenen 4 Kernsegmente so an, dass sie der Mitte der Spindel von aussen aufliegen.

Beim Ei vom Pferdespulwurm erfolgt also die Vereinigung der beiden Geschlechtskerne, welche die Befruchtung abschliesst, erst bei der Umbildung zur ersten Theilspindel, zu welcher sie gleichviel beitragen. Der von van Beneden festgestellte, wichtige Fundamentalsatz heisst daher: Die Kernsegmente der ersten Theilspindel stammen zur einen Hälfte vom Eikern, zur anderen Hälfte vom Samenkern ab, sie können als männliche und weibliche unterschieden werden. Da nun auch hier wie sonst bei der Kerntheilung die 4 Segmente sich der Länge nach spalten und dann nach den zwei Centralkörperchen aus einander weichen, bilden sich zwei Gruppen von 4 Tochterschleifen, von denen 2 männlicher und 2 weiblicher Herkunft sind. Jede Gruppe wandelt sich dann in den ruhenden Kern der Tochterzelle um. Damit ist der unumstössliche Beweis geführt, dass jedem Tochterkern in jeder Eihälfte, die durch den ersten Furchungsprocess entsteht, genau die gleiche Menge Chromatin (Nucleïn) vom Eikern wie vom Samenkern zugeführt wird.

Die hier mitgetheilten Befruchtungsvorgänge können für das Thierreich als typische bezeichnet werden. Sie scheinen aber auch in ganz derselben Weise im Pflanzenreiche allgemein wiederzukehren, wie durch die gründlichen Untersuchungen von Strasburger und Guignard dargethan worden ist. Guignard namentlich hat in letzter Zeit bei den

Phanerogamen genau dieselben feinen Details aufgefunden, welche gleichzeitig und unabhängig von ihm Fol an dem Echinodermenei entdeckt hat. Wenn der Pollenschlauch im Fruchtgriffel bis zu der Eizelle vorgedrungen ist, so wandert der Samenkern bis in seine Spitze hinein, schiebt sich dann durch die Cellulosehaut, die mittlerweile ganz erweicht worden ist, hindurch und tritt in das Protoplasma des pflanzlichen Eies über. Bei seiner Wanderung gehen ihm immer 2 zu einem Paar verbundene Centralkörperchen dicht voran. So trifft er den etwas umfangreicheren Eikern, an dessen Oberfläche ebenfalls ein Paar Centralkörperchen wahrzunehmen ist. Die beiden Kerne copuliren darauf, ebenso die 4 Centralkörperchen, und zwar der Art, dass aus ihnen 2 neue, an entgegengesetzten Seiten gelegene Paare entstehen, von denen ein jedes aus je einem Element männlichen und weiblichen Ursprungs zusammengesetzt ist. Letztere verschmelzen alsbald unter einander zu einem Centralkörperchen der Kerntheilungsfigur.

Auf Grund der mitgetheilten Untersuchungen sind wir jetzt mehr als früher in der Lage, eine auf eine stattliche Reihe von Thatsachen gestützte *Theorie der Befruchtung* aufstellen zu können:

Bei der Befruchtung finden deutlich nachweisbare, morphologische Vorgänge statt. Bei diesen ist das Wichtige und Wesentliche die Vereinigung zweier, von verschiedenen Geschlechtszellen abstammender Zellenkerne, eines Ei- und eines Samenkerns. Es verschmelzen hierbei äquivalente Mengen männlicher und weiblicher, färbbarer Kernsubstanz, vielleicht auch, wenn sich die Angaben von Fol bestätigen sollten, die 2 Theilhälften eines männlichen Centralkörperchens mit den entsprechenden Theilhälften eines weiblichen Centralkörperchens, aus welcher Verschmelzung die 2 Centralkörperchen der ersten Kerntheilungsfigur hervorgehen.

Aus dem Verlauf des Befruchtungsprocesses fällt jetzt auch auf die Bedeutung der Reifeerscheinungen der Geschlechtsproducte, besonders auf die hierbei stattfindende Reductionstheilung (vergleiche S. 39) *volles Licht. Durch die Bildung zweier Polzellen beim unreifen Ei und durch die zweimalige, ohne dazwischen tretende Ruhepause erfolgende Theilung der Samenmutterzellen wird in einfachster Weise verhindert, dass durch die im Befruchtungsact erfolgende Verschmelzung zweier Kerne eine Summirung der Chromatinmasse und der Kernsegmente auf das Doppelte des für die betreffende Thierart geltenden Normalmaasses herbeigeführt wird. Durch den Reifeprocess wird ja sowohl die männliche, wie die weibliche färbbare Kernsubstanz ihrer Masse und der Zahl der Kernsegmente nach, aus denen eine jede entstanden ist, auf die Hälfte eines Normalkerns reducirt. Erst durch die Befruchtung, welche auf der Verschmelzung zweier Kerne beruht, wird dann die volle Substanzmasse und die volle Anzahl der Segmente eines Normalkerns wiederhergestellt.*

Die Reifung der Geschlechtsproducte hat also in jeder Beziehung den Charakter eines Vorbereitungsprocesses für den Befruchtungsact.

Nicht minder ergiebt sich jetzt eine einfache Erklärung für die von WEISMANN und BLOCHMANN beobachtete Erscheinung, dass gewöhnlich bei parthenogenetischen Eiern nur eine Polzelle gebildet wird. Die Bildung der zweiten Polzelle, durch welche sonst die Reduction bewirkt wird, unterbleibt, weil bei der Parthenogenese eine Reduction, die ja eine nachfolgende Befruchtung gewissermaassen voraussetzt, keinen Zweck mehr hat.

Man hat neuerdings auch den Versuch gemacht, die Befruchtungstheorie in eine Vererbungstheorie zu erweitern. Es lassen sich wichtige Gründe geltend machen, welche dafür zu sprechen scheinen, dass die befruchtenden Substanzen zugleich auch die Träger der vererbbaren Eigenschaften sind. Die weiblichen Kernsubstanzen übertragen die Eigenschaften der Mutter, die männlichen Kernsubstanzen die Eigenschaften des Vaters auf das neuentstehende Geschöpf. — Vielleicht ist in dieser Theorie, welche zuerst von STRASBURGER und mir gleichzeitig aufgestellt und in etwas verschiedener Weise begründet, dann von WEISMANN, KÖLLIKER u. A. angenommen worden ist, eine morphologische Grundlage für die Thatsache gewonnen, dass die Kinder beiden Erzeugern gleichen und von beiden im Allgemeinen gleich viele Eigenschaften erben.

Wenn wir die beiden Theorieen annehmen, so fällt dem Kern, welcher bisher zwar als ein constantes, aber räthselhaftes Gebilde von unbekannter Bedeutung hatte beschrieben werden müssen, eine bedeutungsvolle Rolle im Zellenleben zu. Er scheint das eigentliche Befruchtungs- und Vererbungsorgan der Zelle zu sein, indem in ihm eine dem Stoffwechsel der Zelle mehr entzogene Substanz (Idioplasma NÄGELI's) abgelagert wird[1]).

Bei der Besprechung des Befruchtungsprocesses sei noch eine kleine Abschweifung auf das Gebiet pathologischer Erscheinungen gestattet.

Wie aus zahlreichen Beobachtungen hervorgeht, dringt bei den meisten Thieren und Pflanzen bei normalem Verlauf der Befruchtung immer nur ein einziger Samenfaden in ein Ei ein, wenn die zusammentreffenden Geschlechtszellen vollkommen gesund sind. Bei geschädigter Beschaffenheit der Eizelle jedoch erfolgt Ueberfruchtung durch zwei oder mehr Samenfäden (**Polyspermie**).

Man kann Ueberfruchtung künstlich hervorrufen, wenn man die Eizelle auf experimentellem Wege schädigt, sei es, dass man sie vorübergehend einer höheren oder einer niederen Temperatur aussetzt und Kälte- und Wärmestarre hervorruft, sei es, dass man sie durch chemische Mittel beeinflusst, sie chloroformirt oder mit Chloralhydrat, Morphium, Strychnin, Nicotin, Chinin etc. behandelt, sei es, dass man sie auf mechanischem Wege (durch Schütteln) verletzt. Interessant ist es, bei allen diesen Mitteln zu sehen, wie der Grad der Ueberfruchtung ge-

---

[1]) Eine ausführliche Darstellung und Begründung einer Theorie der Vererbung findet der Leser 1) in meinem Lehrbuch: Grundzüge der allgemeinen Anatomie und Physiologie. Erster Theil: Die Zelle. Capitel IX. (Vererbungstheorieen.) 2) in meiner Schrift: Zeit- und Streitfragen der Biologie (Heft 1).

wissermaassen zu dem Grad der Schädigung in einer Proportion steht, wie Samenfäden sich zum Beispiel in Eier, die schwach mit Chloral behandelt sind, in geringer Anzahl, dagegen zahlreicher in stärker narkotisirte Eier einbohren.

Ausser der pathologischen Ueberfruchtung scheint bei manchen Thierarten auch normaler Weise eine Ueberfruchtung sehr häufig oder sogar in der Regel eintreten zu können; sie könnte daher der ersteren als physiologische Ueberfruchtung zur Seite gestellt werden. So ist für viele Arthropodeneier das häufige Eindringen mehrerer Samenfäden durch BLOCHMANN und HENKING, für die Eier von Amphibien durch KUPFFER und FICK, für die Eier von Selachiern und Reptilien durch RÜCKERT und OPPEL nachgewiesen worden. Die beiden letztgenannten Forscher haben hierbei die interessante Beobachtung gemacht, dass auch beim Eindringen vieler Samenfäden in das Ei doch nur ein Samenkern mit dem Eikern copulirt, und dass von ihrem Verschmelzungsproduct, dem Keimkern, die Kerne aller Embryonalzellen abstammen, während die übrigen in Mehrzahl vorhandenen Samenkerne ausserhalb der Keimscheibe im Dotter liegen bleiben und hier den später zu erwähnenden Merocyten den Ursprung geben.

Während in diesen Fällen die überfruchteten Eier normale Embryonen liefern, zeigen sie bei manchen Thieren, bei denen eine Schädigung des Eies die Ueberfruchtung veranlasst hat, einen anormalen und monströsen Verlauf der Entwicklung, welcher an geeigneten Objekten noch genauer experimentell durchforscht zu werden verdient. Vor Jahren ist von FOL auf Grund von Wahrnehmungen, welche er bei Echinodermen gemacht hatte, die Hypothese aufgestellt worden, dass die Entstehung von Zwei- und Mehrfachbildungen auf das Eindringen von zwei und mehr Samenfäden zurückzuführen sei. In dieser Form hat sich indessen die Hypothese nicht bewahrheitet.

Geschichte. Die mitgetheilten Thatsachen aus der Befruchtungslehre sind Errungenschaften der zwei letzten Decennien. Um von älteren Hypothesen abzusehen, so nahm man bis zum Jahre 1875 gewöhnlich an, dass die Samenfäden in grösserer Anzahl in den Eiinhalt eindringen, man liess sie aber daselbst ihre Beweglichkeit verlieren und sich im Dotter auflösen.

Mir glückte es, beim Studium der Eier von Toxopneustes lividus ein Object zu finden, an welchem sich die inneren Befruchtungserscheinungen im Ganzen leicht und sicher feststellen lassen, und zu zeigen, 1) dass in Folge der Befruchtung wenige Minuten nach Zusatz des Samens in der Rinde des Dotters der Kopf eines Samenfadens von einer Strahlung umgeben auftritt und sich in ein kleines Körperchen umbildet, welches ich Samen- oder Spermakern nannte, 2) dass binnen zehn Minuten Ei- und Spermakern copuliren, 3) dass normaler Weise die Befruchtung nur durch einen Samenfaden erfolgt, während in pathologisch veränderte Eier mehrere Samenfäden eindringen können. So konnte ich damals die These aussprechen, dass die Befruchtung auf der Verschmelzung zweier geschlechtlich differenzirter Zellkerne beruht.

Wenige Monate später veröffentlichte VAN BENEDEN, dass bei den Säugethieren der Furchungskern aus Verschmelzung zweier Kerne entsteht, wie schon früher an mehreren anderen Objecten von AUERBACH und BÜTSCHLI beobachtet worden war, und sprach hierbei die Vermuthung aus, dass der eine von ihnen, der zuerst peripher gelegen ist, zum Theil von der Substanz der Samenfäden herrühren möge, welche er in grösserer Anzahl

mit der Dotterrinde verschmelzen und sich mit ihr vermischen liess. Weitere Fortschritte führte bald darauf FOL dadurch herbei, dass er an den Eiern der Echinodermen den Moment des Eindringens eines Samenfadens in das Ei auf das Genaueste verfolgte und die Bildung eines Empfängnisshügels (cône d'attraction) entdeckte. Seitdem ist durch zahlreiche Arbeiten (SELENKA, FOL, HERTWIG, CALBERLA, KUPFFER, NUSSBAUM, VAN BENEDEN, EBERTH, FLEMMING, ZACHARIAS, BOVERI, PLATNER, TAFANI, BÖHM, RÜCKERT, SOBOTTA u. A.) dargethan worden, dass auch in anderen Objecten und in anderen Stämmen des Thierreiches die Befruchtungsvorgänge in der gleichen Weise verlaufen. Hierbei wurde das Verständniss des Befruchtungsvorganges namentlich durch die Arbeiten von VAN BENEDEN über das Ei von Ascaris megalocephala wesentlich gefördert, denen sich die wichtigen Untersuchungen von BOVERI u. A. über dasselbe Object angereiht haben. Die Identität der Befruchtungsvorgänge im Thier- und Pflanzenreich haben STRASBURGER und GUIGNARD in einer Reihe vortrefflicher Untersuchungen bewiesen.

Schliesslich sind die Befruchtungserscheinungen noch gleichzeitig von STRASBURGER und von mir für eine Theorie der Vererbung verwerthet worden, wobei wir an logische Erwägungen von NÄGELI anknüpften. Wir suchten zu beweisen, dass die männliche und die weibliche Kernsubstanz, wie früher schon vermuthungsweise von Anderen ausgesprochen worden war (KEBER, HAECKEL, HASSE), die Träger für die Eigenschaften sind, welche von den Eltern auf ihre Nachkommen vererbt werden. In ähnlicher Weise haben sich darauf KÖLLIKER, ROUX, BAMBEKE, WEISMANN, VAN BENEDEN, BOVERI etc. geäussert, während VERWORN, BERGH etc. Bedenken dagegen erhoben haben.

In letzter Zeit ist auf dem Gebiete der Befruchtungslehre eine neue, eigenthümliche Erscheinung durch FOL und GUIGNARD beschrieben worden. Der Erstere hat bei den Echinodermen, der Letztere bei Pflanzen über die Centralkörperchen (Spermacentrum und Ovocentrum) und über die Art ihrer Verschmelzung bemerkenswerthe Angaben gemacht, deren Richtigkeit indessen jetzt von mehreren Seiten in Zweifel gezogen wird.

Zusammenfassung.

1) Das Keimbläschen rückt allmählich bei der Reifung an den animalen Pol des Eies empor und geht hierbei eine rückschreitende Metamorphose ein (Rückbildung der Kernmembran und des Fadennetzes, Vermischung des Kernsaftes mit dem Protoplasma).

2) Aus Bestandtheilen des Keimbläschens (Kernsegmenten etc.) entwickelt sich eine Kernspindel (Polspindel oder Richtungsspindel).

3) An der Stelle, wo die Spindel mit ihrem einen Ende an die Oberfläche des Dotters anstösst, bilden sich durch einen sich zwei Mal wiederholenden Knospungsprocess 2 Polzellen oder Richtungskörper aus.

4) Beim zweiten Knospungsprocess bleibt die Hälfte der Kernspindel in der Dotterrinde zurück und wandelt sich in den Eikern um. Das Ei ist reif.

5) Bei Eiern, die sich parthenogenetisch entwickeln (Arthropoden), wird gewöhnlich nur *eine Polzelle* gebildet.

6) Bei der Befruchtung dringt in ein gesundes Ei nur ein einziger

Samenfaden ein (Bildung eines Empfängnisshügels, Abhebung der Dotterhaut).

7) Der Kopf des Samenfadens verändert sich zu dem Samenkern, um welchen sich die benachbarten Protoplasmatheilchen in radiärer Richtung anordnen.

8) Ei- und Samenkern wandern auf einander zu und verschmelzen in der Regel unmittelbar zu dem Furchungskern; bei vielen Objecten erhalten sie sich längere Zeit getrennt neben einander, um sich erst später zusammen in die Furchungsspindel umzuwandeln.

9) Die Befruchtung des Eies findet bei einem Theil der Thiere erst nach vollständigem Ablauf der Eireife statt, bei einem anderen Theil dagegen wird sie schon bei dem ersten Eintritt der Eireife eingeleitet, so dass beide Erscheinungsreihen ineinander greifen.

10) Befruchtungstheorie. Die Befruchtung beruht auf der Copulation zweier Zellkerne, die von einer männlichen und einer weiblichen Zelle abstammen.

11) Vererbungstheorie. Die im Samen- und Eikern enthaltenen männlichen und weiblichen Kernsubstanzen sind die Träger der von den Erzeugern auf ihre Nachkommen vererbbaren Eigenschaften.

Literatur.

Agassiz *and* **Whitman.** *The development of osseous fishes. The history of the egg from fertilization to cleavage. Memoires of the Museum of comp. zoology at Harvard College. Vol. XIV. 1.*

Auerbach. *Organologische Studien. Heft 1 u. 2. Breslau 1874.*

Derselbe. Ueber einen sexuellen Gegensatz in der Chromatophilie der Keimsubstanz etc. Sitzungsber. d. Kgl. Preuss. Akad. d. Wissensch. Nr. 35. 1891.

Balfour. *On the phenomena accompanying the maturation and impregnation of the ovum. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XVIII New Series 1878.*

Bambeke. *„Recherches sur l'embryologie des Batraciens." Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 2me sér. T. LXI. 1876.*

Ed. van Beneden *et* **Charles Julin.** *Observations sur la maturation, la fécondation et la segmentation de l'oeuf chez les Cheiroptères. Archives de biologie. T. I.*

Ed. van Beneden. *„La maturation de l'oeuf, la fécondation etc. des Mammifères." Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 2me sér. T. XL. Nr. 12. 1875.*

Derselbe. Contributions à l'histoire de la vésicule germinative, etc. Bull. de l'Acad. royale de Belgique. 2me sér. T. XLI. Nr. 1. 1876.

Derselbe. Recherches sur la maturation de l'oeuf, la fécondation et la division cellulaire. Archives de biologie. Vol. IV. Paris 1883.

van Beneden *et* **Neyt.** *Nouvelles recherches sur la fécondation et la division mitosique chez l'Ascaride mégalocéphale. Leipzig 1887.*

R. S. Bergh. *Kritik einer modernen Hypothese von der Uebertragung erblicher Eigenschaften. Zoolog. Anzeiger. 1892.*

Henri Blanc. *Etude sur la fécondation de locuf de la truite. Ber. Naturforsch. Gesellsch. Freiburg i. B. Bd. 8.*

Blochmann. *Ueber die Richtungskörper bei den Insecteneiern. Biolog. Centralblatt. Bd. VII. 1887*

Derselbe. Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern. Morphol. Jahrbuch. Bd. XII.

Derselbe. Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen. Festschrift zur Feier des 500jährigen Bestehens der Univ. Heidelberg. 1886. Med. Theil.

Derselbe. Ueber die Zahl der Richtungskörper bei befruchteten und unbefruchteten Bieneneiern. Morpholog. Jahrb. Bd. XV.

A. Böhm. *Ueber Reifung und Befruchtung des Eies von Petromyzon. Archiv für mikrosk. Anatomie. Bd. XXXII.*

Derselbe. Die Befruchtung des Forelleneies. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morph. und Physiol. zu München. 1891.

Born. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXIV.*

Derselbe. *Weitere Beiträge zur Bastardirung zwischen den einheimischen Anuren. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXVII.*

Derselbe. *Die Structur des Keimbläschens im Ovarialei von Triton taeniatus. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XLIII.*

Boveri. *Ueber die Bedeutung der Richtungskörper. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München, Sitzung vom 16. Nov. 1886. Münchener medic. Wochenschr. Jahrg. 33. Nr. 50.*

Derselbe. *Ueber die Befruchtung der Eier von Ascaris megalocephala. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München, Sitzung vom 3. Mai 1887.*

Derselbe. *Ueber den Antheil des Spermatozoons an der Theilung der Eier. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. in München. Jahrg. III. 1887.*

Derselbe. *Zellenstudien. Jenaische Zeitschr. 1887, 1888, 1890.*

Derselbe. *Ein geschlechtlich erzeugter Organismus ohne mütterliche Eigenschaften. Gesellschaft f. Morphol. u. Physiol. zu München. 1889.*

Derselbe. *Befruchtung. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet. Bd. I. 1892.*

Derselbe. *Ueber das Verhalten der Centrosomen bei der Befruchtung des Seeigeleies etc. Verhandl. der physikal.-medicin. Gesellschaft zu Würzburg. 1895.*

Brauer. *Zur Kenntniss der Reifung des parthenogenetisch sich entwickelnden Eies von Artemia salina. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 43.*

Derselbe. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Ascaris megaloc. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 42. 1893.*

Derselbe. *Ueber das Ei von Branchipus Gruberi von der Bildung bis zur Ablage. Abhandlungen d. K. Akad. d. Wissensch. Berlin 1892. Physik.-Math. Cl. 1893.*

Bütschli. *Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, Zelltheilung und Conjugation der Infusorien. Abhandl. d. Senkenberg. naturf. Gesellsch. Bd. X. Frankfurt 1876.*

Derselbe. *Gedanken über die morphologische Bedeutung der sogenannten Richtungskörperchen. Biologisches Centralblatt. Bd. IV.*

Derselbe. *Entwicklungsgeschichtliche Beiträge. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXIX. 1877.*

Calberla. *Befruchtungsvorgang beim Ei von Petromyzon. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. XXX.*

J. B. Carnoy. *La cytodiérèse de l'oeuf. La vésicule germinative et les globules polaires de l'Ascaris megalocéphala. 1886 und La Cellule. T. III. 1887.*

Dewitz. *Ueber Gesetzmässigkeit in der Ortsveränderung der Spermatozoen und in der Vereinigung derselben mit dem Ei. Arch. f. d. ges. Phys. Bd. XXXIX. Bonn 1886.*

Eberth. *Die Befruchtung des thierischen Eies. Fortschritte der Medic. Nr. 14. 1884.*

Fick. *Ueber die Reifung und Befruchtung des Axolotleies. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 56.*

W. Flemming. *Ueber die Bildung v. Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang Graaff'scher Follikel. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1885.*

Derselbe. *Ueber Bauverhältnisse, Befruchtung u. erste Theilung der thier. Eizelle. Biologisches Centralblatt. Bd. III.*

Derselbe. *Beiträge zur Kenntniss der Zelle etc. III. Theil. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XX. 1881.*

Fol. *Sur le commencement de l'hénogénie. Archives des sciences physiques et naturelles. Genève 1877.*

Derselbe. *Recherches sur la fécondation et le commencement de l'hénogénie. Mém. de la Soc. de phys. et d'hist. nat. Genève 1879.*

Derselbe. *Archives des sciences physiques et naturelles. Genève, 15. Oct. 1883.*

Derselbe. *Le quadrille des centres, un épisode nouveau dans l'histoire de la fécondation. Archives des scienc. phys. nat. de Génève. Troisième sér. Tom. XXV. 1891.*

Frommann. *Artikel Befruchtung in Real-Encyclopädie der gesammten Heilkunde. 2. Aufl.*

Gerlach. *Beiträge zur Morphologie u. Physiologie der Säugethiere. Sitzungsber. der Phys. med. Gesellschaft zu Erlangen. 1890.*

Alf. Giard. *Note sur les premiers phénomènes du développement de l'oursin. Comptes rendus. LXXXIV. 1877.*

R. Greeff. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Echinodermen. Sitzungsbericht der Gesellschaft zur Beförderung der gesammten Naturwissenschaft zu Marburg. Nr. 5. 1876.*

Guignard. *Recherches sur la structure et la division du noyau cellulaire. Annales des scienc. nat. 6 sér. T. XVII. 1884.*

Derselbe. *Nouvelles études sur la fécondation, comparaison etc. Annales des scienc. nat. T. XIV. Botanique. 1891.*

V. Häcker. *Die Eibildung bei Cyclops u. Canthocamptus. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontogenie. Bd. V.*
M. Hartog. *Some problems of reproduction, a comparative study of gametogeny and protoplasmic senescence and rejuvenescence. Quarterly Journal of miscrosc. science. 1891.*
C. Hasse. *Morphologie u. Heilkunde. 1880.*
Hatschek. *Ueber die Bedeutung der geschlechtlichen Fortpflanzung. Prager med. Wochenschrift. 1887.*
Henking. *Ueber die Bildung von Richtungskörpern in den Eiern der Insecten und deren Schicksal. Nachr. d. Kgl. Gesellschaft der Wissensch. zu Göttingen. Jahrg. 1888.*
Derselbe. Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge in den Eiern der Insecten. Theil 1—3. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLIX, LI, LIV.
V. Hensen. *Die Physiologie der Zeugung. Handbuch der Physiologie von Hermann. 1881.*
Derselbe. Die Grundlagen der Vererbung. Landwirthsch. Jahrb. XIV. 1885.
Herfort. *Der Reifungsprocess im Ei von Petromyzon fluviatilis. Anat. Anzeiger 1893. Jahrg. VIII p. 721.*
Oscar Hertwig. *Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung u. Theilung des thier. Eies. Morphol. Jahrb. Vol. I. 1875. Vol. III. 1877. Vol. IV. Heft 1 u. 2 1878.*
Derselbe. Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Jena 1884.
Derselbe. Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, eine Theorie der Vererbung. Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Bd. XVIII. Jena 1884.
Derselbe. Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden. Eine Grundlage für celluläre Streitfragen. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.
Derselbe. Urmund und Spina bifida. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX. 1892.
Derselbe. Aeltere und neuere Entwicklungstheorieen. 1892.
Oscar *u.* **Richard Hertwig.** *Experimentelle Untersuchungen über die Bedingungen der Bastardbefruchtung. Jena 1885.*
Dieselben. Ueber den Befruchtungs- und Theilungsvorgang des thierischen Eies unter dem Einfluss äusserer Agentien. 1887.
Dieselben. Experimentelle Studien am thierischen Ei. Jenaische Zeitschrift 1890.
Richard Hertwig. *Ueber die Conjugation der Infusorien. Abhandl. der bayr. Akad. der Wissensch. II. Cl. Bd. XVII. 1889.*
Derselbe. Ueber die Gleichwerthigheit d. Geschlechtskerne bei den Seeigeln. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. u. Physiol. in München. Bd. IV. 1888.
Derselbe. Ueber Kernstructur und ihre Bedeutung für Zelltheilung und Befruchtung. Ebenda.
Derselbe. Ueber Befruchtung und Conjugation. Verhandl. d. deutschen Zool. Gesellsch. zu Berlin.
C. K. Hoffmann. *Zur Ontogenie der Knochenfische. Verhandlungen d. Königl. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam. 1881.*
Derselbe. Ueber den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten freien Kerne in dem Nahrungsdotter bei den Knochenfischen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLVI. 1888.
M. Holl. *Reifung der Eizelle bei den Säugethieren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wissensch. in Wien. Mathem.-naturw. Cl. Bd. CII. 1893.*
Ishikawa. *Studies of reproductive elements. 1. Spermatogenesis, ovogenesis and fertilization in Diaptomus. Journal of the College of science. Imperial university. Japan. Vol. V. 1891.*
Kastschenko. *Zur Frage über die Herkunft der Dotterkerne im Selachierei. Anatom. Anzeiger. 1888.*
Derselbe. Ueber den Reifungsprocess des Selachiereies. Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. L.
Kölliker. *Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XLII.*
Derselbe. Das Karyoplasma und die Vererbung. Eine Kritik d. Weismann'schen Theorie von der Kontinuität des Keimplasma. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLIV. 1886.
Kultschitzky. *Ueber die Eireifung und die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris marginata. Mit 2 Tafeln. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXII. 1888.*
Derselbe. Die Befruchtungsvorgänge bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXI.
Kupffer. *Betheiligung des Dotters am Befruchtungsact bei Bufo variabilis und vulgaris. Sitzungsber. d. math. Classe. München 1882.*
C. Kupffer *u.* **B. Benecke.** *Die Befruchtung am Ei der Neunaugen. Königsberg 1878.*
Lameere. *Études sur la réproduction. Bruxelles 1890.*
Löwenthal. *Befruchtung, Reifung u. Theilung des Eies von Oxyuris ambigua. Internat. Wochenschrift f. Anat. u. Phys. Bd. 7. 1890.*
J. Lovén. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Mollusca acephala lammellibranchiata. Abh. d. K. schwed. Akad. der Wissensch. 1848. Im Auszuge übersetzt. Stockholm 1879.*

E. L. Mark. *Maturation, fecundation and segmentation of Limax campestris. Bulletin of the Museum of comparative zoology at Harvard College. Vol. VI. 1881.*

Massart. *Sur la pénétration des spermatozoides dans l'oeuf de la grénouille. Bulletin de l'Académie royale de Belgique. Sér. III. T. 18. 1889.*

E. Maupas. *Le rajeunissement karyogamique chez les ciliés. Arch. de zool. expér. et génér. 2e série. Vol. VII.*

A. D. Mead. *Some observations on maturation and fecundation in Chaetopterus pergamentaceus. Journal of morphol. Vol. X. 1895.*

Oscar Meyer. *Celluläre Untersuchungen an Nematodeneiern. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XXIX. 1895.*

Minot. *Proceed Boston Soc. nat. hist. XIX. 1877. American Naturalist 1880.*

Fr. Müller. *Zur Kenntniss des Furchungsprocesses im Schneckenei. Archiv für Naturgeschichte. 1848.*

Joseph Müller. *Ueber Gamophagie. Ein Versuch zum weiteren Ausbau der Theorie der Befruchtung u. Vererbung. Stuttgart 1892.*

C. v. Nägeli. *Mechanisch-physiologische Theorie der Abstammungslehre. 1884.*

M. Nussbaum. *Ueber die Veränderung der Geschlechtsproducte bis zur Eifurchung. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII.*

Derselbe. Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XVIII. 1880.

Derselbe. Bildung und Anzahl der Richtungskörper bei Cirripedien. Zool. Anzeiger. XII. 1889.

J. Oellacher. *Beiträge zur Geschichte des Keimbläschens im Wirbelthierei. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. VIII. 1872.*

Derselbe. Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Stricker's Studien. I.

Oppel. *Die Befruchtung des Reptilieneies. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXIX. 1892.*

G. Platner. *Ueber die Befruchtung bei Arion empiricorum. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XVII. 1886.*

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Theilung. Archiv für mikroskop. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.

Derselbe. Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar. Biolog. Centralblatt. Bd. VIII. 1888/89.

Derselbe. Ueber die Bildung der Richtungskörperchen. Biolog. Centralblatt. Bd. VIII. 1888/89.

Purkinje. *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem. Lipsiae 1825.*

O. vom Rath. *Zur Kenntniss der Spermatogenese von Gryllotalpa vulg. Mit besonderer Berücksichtigung der Frage nach der Reductionstheilung. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XL. 1892.*

Rückert. *Zur Befruchtung des Selachiereies. Anat. Anz. Bd. VI. 1891.*

Derselbe. Ueber physiologische Polyspermie bei meroblastischen Wirbelthiereiern. Anat. Anz. Jahrg. VII. No. 11. 1892.

Derselbe. Zur Eireifung bei Copepoden. Anatomische Hefte. Bd. 4. Heft 2. p. 193.

M. A. Sabatier. *Contributions à l'étude des globules polaires et des éléments éliminés de l'oeuf en général. (Théorie de la sexualité.) Montpellier 1884.*

Luigi Sala. *Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei Ascaris megalocephala. Arch f. mikrosk. Anat. Bd. XLIV. 1895.*

A. Schneider. *Das Ei und seine Befruchtung. Breslau 1883.*

O. Schultze. *Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XLV. 1887.*

Seeliger. *Giebt es geschlechtlich erzeugte Organismen ohne mütterliche Eigenschaften? Arch. f. Entwicklungsmechanik der Organismen. Bd. I.*

E. Selenka. *Befruchtung des Eies von Toxopneustes variegatus. Leipzig 1878.*

J. Sobotta. *Die Befruchtung und Furchung des Eies der Maus. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLV. 1895.*

Ed. Strasburger. *Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung. Jena 1884.*

Derselbe. Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreich, nebst einem Anhang über Befruchtung. Jena 1888.

Derselbe. Ueber periodische Reduction der Chromosomenzahl im Entwicklungsgang der Organismen. Biologisches Centralbl. Bd. XIV. S. 817.

Tafani. *I primi momenti dello sviluppo dei mammiferi. Publicazioni del Istituto di studi superiori in Firenze. 1889.*

Vejdovsky. *Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen, Reifung, Befruchtung u. Furchung des Rhynchelmiseies. Prag 1888.*

Hugo de Vries. *Intracellulare Pangenesis. Jena 1889.*

A. Weismann. *Ueber die Vererbung. Jena 1883.*

Derselbe. Die Continuität des Keimplasma als Grundlage einer Theorie der Vererbung. Jena 1885.

Derselbe. Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung. Jena 1887.

Derselbe. Amphimixis oder die Vermischung der Individuen. Jena 1891.

Weismann *u.* **Ishikawa.** *Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Berichte der Naturf. Gesellsch. zu Freiburg i. B. Bd. III. 1887.*

Dieselben. Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper. Zool. Jahrbücher. Bd. III. Abth. f. Morph.

Dieselben. Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung u. Befruchtung desselben. Zool. Jahrbücher. Bd. IV. 1889.

William Morton Wheeler. *The behavior of the centrosomes in the fertilized egg of Myzostoma glabrum. Journal of morphol. Vol. X. 1895.*

C. O. Whitman. *The kinetic phenomena of the egg during maturation and fecundation. Journal of Morphology. Vol. I. 1887.*

Wilson *and* **Mathews.** *Maturation, fertilization and polarity in the echinoderm egg. New light on the quadrille of the centres. Journal of morphology. 1895.*

Otto Zacharias. *Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsproducte und den Befruchtungsvorgang bei Ascaris megalocephala. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. XXX. Bonn 1887.*

Derselbe. Die feineren Vorgänge bei der Befruchtung des thierischen Eies. Biolog. Centralbl. Bd. VII.

DRITTES CAPITEL.

Der Furchungsprocess und die an ihn sich anschliessenden Embryonalstadien der Morula und Blastula.

a) Der Furchungsprocess.

An die Befruchtung schliesst sich meist in unmittelbarer Folge die weitere Entwicklung an, die damit beginnt, dass die Eizelle, der einfache Elementarorganismus, in Folge des Furchungsprocesses in eine immer mehr an Zahl zunehmende Menge von kleinen Zellen zerfällt. Das Studium der Furchung wollen wir mit einem recht einfachen Falle beginnen; wir wählen daher auch hier wieder als Grundlage für die Darstellung das Ei eines Echinoderms.

Wenige Minuten nach der Befruchtung (Fig. 38) sieht man am lebenden Echinodermen-Ei den kleinen, kugligen Furchungskern als ein helles Bläschen in der Mitte des Dotters gelegen und von Protoplasmastrahlen, wie eine Sonne von ihren Lichtstrahlen, umgeben. — Die

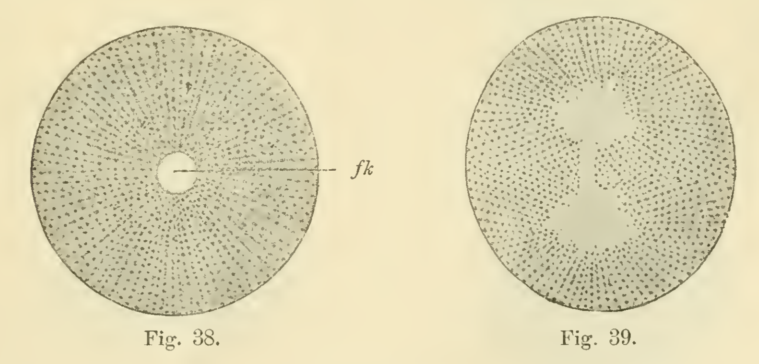


Fig. 38. Fig. 39.

Fig. 38. **Ei eines Seeigels gleich nach beendeter Befruchtung.** 300 mal vergr. Ei- und Samenkern sind zum Furchungskern (*fk*) verschmolzen, der im Centrum einer Protoplasmastrahlung liegt.

Fig. 39. **Ei eines Seeigels in Vorbereitung zur Theilung.** Nach dem lebenden Object gezeichnet.

Der Kern ist im frischen Zustand nicht mehr zu sehen, an seiner Stelle ist eine Hantelfigur entstanden.

Strahlung tritt während des Lebens an unserem Object deswegen so klar hervor, weil die zahlreichen, im Dotter eingelagerten, kleinen Körnchen, der strahligen Anordnung des Protoplasmakörpers passiv folgend, ebenfalls in radiären Reihen angeordnet sind. Nach kurzer Zeit beginnt das Strahlensystem, das in den Befruchtungsvorgängen seine Erklärung findet, zu erblassen und sich allmählich in zwei an entgegengesetzten Punkten des Kerns auftauchende Strahlensysteme umzubilden, die erst klein beginnen, dann von Minute zu Minute deutlicher ausgeprägt und grösser werden, sich schliesslich wieder über die ganze Dotterkugel ausdehnen und sie in zwei um je ein Attractionscentrum herum strahlig angeordnete Massen zerlegen (Fig. 39).

In der Mitte der beiden Strahlungen unterscheidet man bei ihrem Auftauchen einen kleinen, homogenen Fleck, der sich an die Kernoberfläche anschmiegt und frei von Körnchen ist. In ihm ist das Centralkörperchen eingeschlossen, welches sich am lebenden Object nicht erkennen lässt.

Je mehr die Strahlungen deutlicher werden und sich in der Nachbarschaft weiter ausdehnen, um so mehr nehmen in der Umgebung der Centralkörperchen die Ansammlungen von homogenem, ganz körnerfreiem Protoplasma zu und rücken allmählich mit den Polen weiter auseinander. Da zu dieser Zeit auch der Kern seine bläschenförmige Beschaffenheit verliert und die für andere Objecte schon beschriebene Spindelstructur annimmt, die sich während des Lebens wegen ihrer Feinheit der Beobachtung ganz entzieht, entsteht im körnigen Dotter das in Figur 39 dargestellte, ausserordentlich charakteristische Bild, welches man passender Weise einer Hantel, wie sie beim Turnen gebraucht wird, vergleichen kann. Die beiden Ansammlungen homogenen Protoplasmas, in deren Mitte die Pole der Theilungsfigur eingeschlossen sind, entsprechen den Köpfen der Hantel. Der die letzteren verbindende, körnchenfreie Streifen zeigt die Stelle an, wo auf den vorausgehenden Stadien der jetzt unsichtbar gewordene Kern gelegen war, der sich zur Spindel umgewandelt hat und mit seinen Enden bis zu den Centralkörperchen heranreicht. Um die homogene Hantelfigur herum ist die körnige Dottermasse in zwei

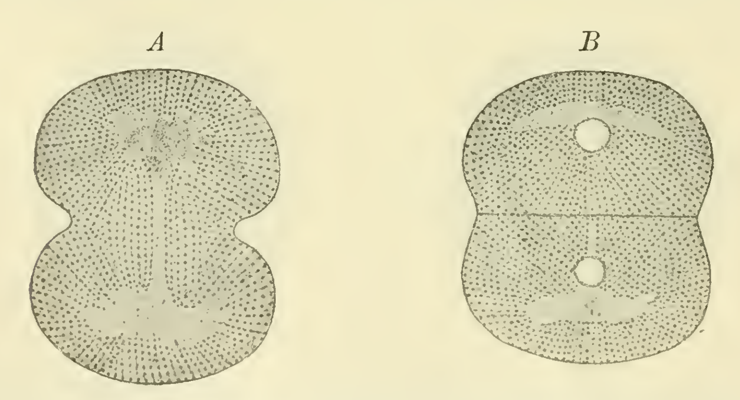


Fig. 40. **Ei eines Seeigels im Moment der Theilung.** 300 mal vergr.
A Eine Ringfurche schneidet in den Dotter ein und halbirt ihn in einer Ebene, welche rechtwinklig die Mitte der Kernachse und die Längsachse der Hantelfigur schneidet.
B Ei eines Seeigels nach der Zweitheilung. In jedem Theilproduct ist ein bläschenförmiger Tochterkern entstanden. Die strahlige Anordnung des Protoplasmas beginnt undeutlich zu werden. Beide Figuren sind nach dem lebenden Object gezeichnet.

Strahlensystemen angeordnet, welchen Fol den Namen Amphiaster oder Doppelstern gegeben hat.

Jetzt beginnt sich das Anfangs rein kuglige Ei in der Richtung der Achse der Hantelfigur etwas in die Länge zu strecken und in die Endphase der Theilung rasch einzutreten (Fig. 40 *A*). Entsprechend einer Ebene, welche man mitten durch die Hantelfigur senkrecht zu ihrer Längsachse hindurchlegen kann, bildet sich an der Oberfläche des Eies eine Ringfurche aus. Dieselbe schneidet rasch tiefer in die Eisubstanz ein und zerlegt sie in kurzer Zeit in zwei gleiche Hälften, von denen eine jede die Hälfte der Spindel mit einer Gruppe der Tochtersegmente, die Hälfte der Hantelfigur und ein protoplasmatisches Strahlensystem erhält.

Gegen Ende der Durchschnürung grenzen die sich trennenden Eihälften nur noch an einer kleinen Stelle ihrer Oberfläche, in der Gegend des Hantelstieles aneinander. Nach Beendigung der Theilung aber legen sie sich bald wieder mit ihren Theilungsflächen in ganzer Ausdehnung dicht aneinander und platten sich hier gegenseitig so ab, dass eine jede nahezu einer Halbkugel gleicht (Fig. 40 *B*).

Währenddem wird am lebenden Object auch der Kern wieder sichtbar. Etwa in der Gegend, wo Hantelstiel und Hantelkopf ineinander übergehen, also in einiger Entfernung von dem Centralkörperchen, tauchen einige kleine Vacuolen auf, die sich dadurch bilden, dass sich die Tochterkernsegmente mit Kernsaft durchtränken. Sie verschmelzen dann in sehr kurzer Zeit untereinander zu einem kugligen Bläschen, dem Tochterkern (Fig 40 *B*). Die strahlige Anordnung des Protoplasma wird immer undeutlicher und macht, wenn die Zelle sich rasch wieder zur nächsten Theilung anschickt, einer neu sich ausbildenden Doppelstrahlung Platz.

Zur Untersuchung mit Reagentien und namentlich zum Studium der chromatischen Figuren sind die Echinodermeneier viel weniger als die Ascariseier geeignet. Es sind nämlich bei ihnen die schleifen-

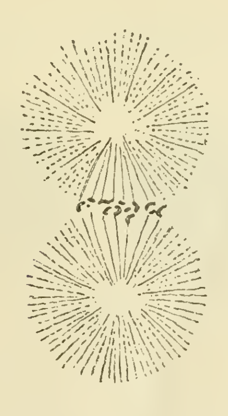


Fig. 41.

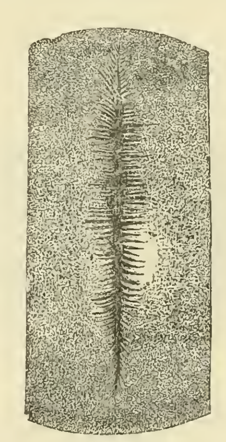


Fig. 42.

Fig. 41. **Kernfigur eines Eies von Strongylocentrotus**, 1 Stunde 20 Minuten nach der Befruchtung. Ei mit Reagentien behandelt.

Fig. 42. **Stück von der oberen Hemisphäre eines Eies von Rana temporaria**, eine Viertelstunde nach dem Sichtbarwerden der ersten Furche zur Zeit, wo der Strahlenkranz am schönsten ausgebildet ist. Nach Max Schultze.

förmigen Kernsegmente sehr klein und zahlreich, so dass sie selbst noch bei starken Vergrösserungen den Anblick kleiner Körnchen darbieten. So giebt uns Figur 41 die Darstellung einer Spindel nach Behandlung mit Reagentien und Farbstoffen; sie entspricht etwa dem in Figur 39 abgebildeten Zustande des lebenden Eies, zu dessen Ergänzung sie dienen kann.

Der Durchschnürungsprocess nimmt an sehr grossen Eiern, bei denen viel Dottermasse zu bewältigen ist, wie zum Beispiel bei den Froscheiern, geraume Zeit für sich in Anspruch, so dass die zweite Theilung schon beginnen kann, ehe noch die erste ganz vollendet ist. Bei den Froscheiern lässt sich hierbei eine interessante Erscheinung beobachten, welche in der Literatur unter dem Namen des Faltenkranzes beschrieben worden ist (Fig. 42). Die erste Furche beginnt zunächst auf der nach oben gekehrten, schwarz pigmentirten Hemisphäre des Eies in einem kleinen Bezirk aufzutreten; sie nimmt, indem sie in die Substanz tiefer einschneidet, an Länge zu und dehnt sich im Laufe einer halben Stunde um die ganze Peripherie der Kugel aus, so dass sie auf der nach abwärts gekehrten, hellen Fläche am spätesten sichtbar wird und von hier aus auch am wenigsten tief in den Dotter eindringt. Bei ihrem Auftreten erscheint nun die erste Furche nicht glatt, sondern sie ist — am deutlichsten zur Zeit, wo sie ein Drittheil der Länge des Eiumfanges erreicht hat — mit zahlreichen, kleinen Furchen besetzt, welche meist unter rechtem Winkel zu beiden Seiten in sie einmünden (60—100 auf jeder Seite, Fig. 42). So entsteht ein höchst anziehendes Bild, vergleichbar einem langen, tiefen Gebirgsthal, von welchem nach beiden Seiten kleine, kurze Seitenthäler in grosser Zahl abgehen. Je weiter die Theilung fortschreitet und die Hauptfurche tiefer wird, um so mehr nehmen die Seitenfurchen an Zahl ab und verschwinden endlich ganz.

Der so eigenthümlich und scharf ausgebildete Faltenkranz ist ein Phänomen, welches mit der Zusammenziehung des Protoplasma bei der Einschnürung zusammenhängt.

An die erste Theilung schliesst sich nach kurzer Ruhepause alsbald die zweite, an diese die dritte, vierte Theilung u. s. f. an, wobei sich jedesmal an Kern und Protoplasma dieselbe Reihe von Veränderungen wiederholt, wie sie oben beschrieben wurde. Es zerfallen also in rascher Folge die 2 ersten Tochterzellen weiterhin in 4, diese in 8, 16, 32, 64 Theilstücke und so fort (Fig. 43), bis ein grosser, kugliger Haufen entstanden ist, der den Namen der Morula oder Maulbeerkugel erhalten hat, weil die Zellen als kleine Höcker an seiner Oberfläche vorspringen.

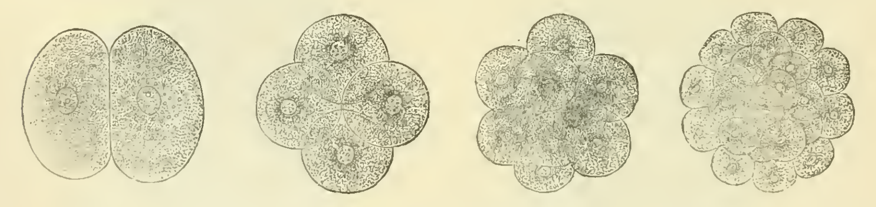


Fig. 43. **Verschiedene Stadien des Furchungsprocesses** nach Gegenbaur.

Während des zweiten und dritten Furchungsstadiums lässt sich ein streng gesetzmässiges Verhalten in der Richtung,

welche die sich bildenden Furchungsebenen zu einander einhalten, leicht erkennen. Es halbirt nämlich stets die zweite Furchungsebene die erste und schneidet sie rechtwinklig, die dritte Ebene aber steht wieder senkrecht auf den beiden ersten und geht durch die Mitte der Achse hindurch, in welcher sich diese schneiden. Wenn man nun die Enden dieser Achse als Pole des Eies betrachtet, so kann man die beiden ersten Theilungsebenen als meridionale, die dritte als eine äquatoriale bezeichnen.

Die Gesetzmässigkeit wird durch ein Wechselverhältniss bedingt, in welchem Kern und Protoplasma zu einander stehen. Hierbei sind folgende zwei Regeln zu beachten: 1) *Die Theilungsebene halbirt stets rechtwinklig die Achse der Spindel.* 2) *Die Achse der Kernspindel steht wieder in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des sie umhüllenden, protoplasmatischen Körpers und zwar so, dass die beiden Pole des Kerns sich in der Richtung der grössten Protoplasmamassen einstellen.* So kann zum Beispiel in einer Kugel, in welcher das Protoplasma gleichmässig vertheilt ist, die central gelegene Spindel in der Richtung eines jeden Radius zu liegen kommen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Protoplasmascheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen wieder nur im längsten Durchmesser.

Um nun nach diesen allgemeinen Bemerkungen auf unseren zu erklärenden Fall zurückzukommen, so bildet jede Tochterzelle, wenn die erste Theilung abgelaufen ist, eine Halbkugel. Nach unserer Regel kann die Tochterspindel sich nicht vertical zur Grundfläche der Halbkugel stellen, sondern muss parallel zu ihr gerichtet sein, so dass ein Zerfall in 2 Quadranten erfolgen muss. Hierauf muss die Spindelachse wieder mit der Längsachse des Quadranten zusammenfallen, wodurch dieser in 2 Octanten zerlegt wird.

Von dem eben geschilderten Theilungsvorgang giebt es einige wichtige Abweichungen, die zwar die feineren, auf den Kern sich beziehenden Vorgänge unberührt lassen, aber die Form der Theilstücke betreffen, in welche das Ei zerlegt wird. Die Abweichungen werden hervorgerufen, wie jetzt im Einzelnen noch genauer durchgeführt werden soll, durch den verschiedenen Gehalt der Eier an Reservestoffen und durch ihre früher beschriebene, verschiedenartige Vertheilung. Man kann die hierdurch bedingten Formen des Furchungsprocesses, obwohl sie durch Uebergänge verbunden sind, zweckmässiger Weise in 2 Abtheilungen und jede Abtheilung in 2 Unterabtheilungen sondern.

Zu der ersten Abtheilung rechnet man solche Eier, welche durch den Furchungsprocess *vollständig in Theilstücke zerlegt werden*. Man bezeichnet daher die Furchung als eine *totale* und unterscheidet, je nachdem die Theilstücke von gleicher oder von ungleicher Grösse werden, als Unterarten eine *äquale* oder *gleichmässige* und eine *inäquale* oder *ungleichmässige* Furchung.

Der totalen stellt man die *partielle Furchung* gegenüber. Sie findet sich bei Eiern, welche mit sehr reichlichem Dottermaterial versehen und daher von beträchtlicher Grösse sind, und bei welchen gleichzeitig die schon früher beschriebene Sonderung in einen aus Bildungsdotter und in einen aus Nahrungsdotter bestehenden Theil deutlich

eingetreten ist. Hier erfährt nun bloss der Bildungsdotter einen Zerklüftungsprocess, während die Hauptmasse des Eies, der Nahrungsdotter, ungetheilt und von dem embryonalen Entwicklungsvorgängen im Ganzen unberührt bleibt; daher der Name theilweise oder partielle Furchung. Sie zerfällt wieder in die beiden Untertypen der discoidalen und der superficialen Furchung, je nachdem der Bildungsdotter als Scheibe dem Nahrungsdotter aufliegt oder den letzteren als dicke Rindenschicht umhüllt. REMAK hat die Eier, die sich total furchen, als holoblastische, dagegen die Eier mit partieller Furchung als meroblastische bezeichnet.

Wir können daher folgendes Furchungsschema aufstellen:

I. Typus. Totale Furchung		holoblastische Eier.
a) äquale	„	
b) inäquale	„	
II. Typus. Partielle	„	meroblastische Eier.
a) discoidale	„	
b) superficiale	„.	

Ia. Die äquale Furchung.

Bei der allgemeinen Besprechung des Furchungsprocesses sind wir mit den Erscheinungen der äqualen Furchung bereits bekannt geworden. Zu dem oben Gesagten ist noch hinzuzufügen, dass dieser Typus am häufigsten bei den Wirbellosen, unter den Wirbelthieren aber nur beim Amphioxus und bei den Säugethieren anzutreffen ist. Bei letzteren treten indessen schon frühzeitig geringe Verschiedenheiten in der Grösse der Theilungskugeln hervor, wodurch mehrere Forscher veranlasst worden sind, auch die Furchung des Amphioxus und der Säugethiere als inäquale zu bezeichnen. Wenn ich diesem Vorschlag nicht gefolgt bin, so geschah es aus dem Grunde, weil die Unterschiede nur geringfügiger Art sind, weil der Kern in der Eizelle und ebenso in ihren Theilstücken noch central liegt, und weil die einzelnen Furchungsarten überhaupt nicht scharf abzugrenzen, sondern durch Uebergänge verbunden sind.

Vom Amphioxus giebt HATSCHEK an, dass auf dem achtzelligen Stadium vier kleinere und vier etwas grössere Zellen zu unterscheiden sind, und dass von da an auf allen späteren Stadien ein Grössenunterschied zu bemerken ist, dass daher der Furchungsprocess in einer ähnlichen Weise abläuft, wie später für das Froschei beschrieben werden wird. Das Ei des Kaninchens, über welches die sorgfältigen Untersuchungen von VAN BENEDEN vorliegen, zerfällt gleich von Anfang an in 2 Theilstücke von etwas ungleicher Grösse; auch treten vom dritten Theilungsstadium an Unterschiede in der Schnelligkeit ein, in welcher bei den einzelnen Segmenten die Theilungen aufeinander folgen. Nachdem die 4 Furchungskugeln sich in 8 getheilt haben, kommt es zu einem Stadium mit 12 Kugeln; darauf folgt ein anderes mit 16 und später ein weiteres mit 24.

Ib. Die inäquale Furchung.

Als Grundlage der Beschreibung möge das Ei der Amphibien dienen, dessen Bau schon früher besprochen wurde. Sowie das Ei vom Frosch oder Triton in das Wasser entleert und befruchtet wird, so richtet sich

alsbald die schwarz pigmentirte oder animale Eihälfte unter Aufquellung der Gallerthülle nach oben, weil sie mehr Protoplasma und kleinere Dotterkügelchen enthält und leichter als die vegetative Hälfte ist. Die Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der verschiedenen Dotterbestandtheile bedingt auch eine veränderte Lage des Furchungskerns. Während dieser in allen Fällen, in denen die Reservestoffe gleichmässig vertheilt sind, eine centrale Lage einnimmt, rückt er überall, wo sich das Ei aus einer an Dottermaterial reicheren und aus einer an Protoplasma reicheren Hälfte zusammensetzt, in das Bereich der letzteren hinein. Beim Froschei findet man ihn daher in der schwarz pigmentirten, nach oben gelegenen Hemisphäre.

Wenn sich hier der Kern zur Theilung anschickt, kann sich seine Achse nicht mehr in jedem beliebigen Radius des Eies einstellen; in Folge der ungleichmässigen Vertheilung des Protoplasma im Eiraum steht er unter dem Einfluss des protoplasmareicheren, pigmentirten Theils des Eies, welcher wie eine Calotte dem an Dotterplättchen

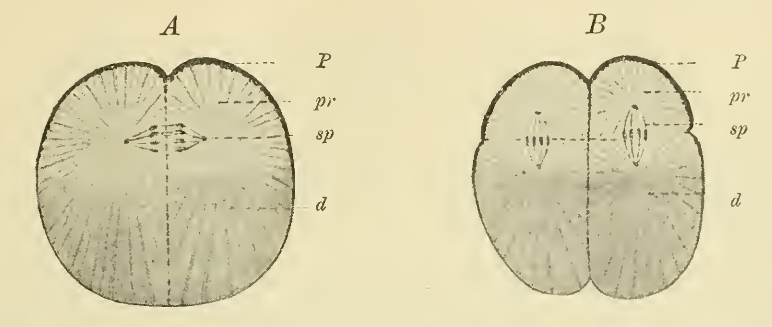


Fig. 44. **Schema der Theilung des Froscheies.**
A Erstes Theilungsstadium. *B* Drittes Theilungsstadium. Die 4 Theilstücke des zweiten Theilungsstadiums beginnen durch eine Aequatorialfurche in 8 Stücke zu zerfallen. *P* Pigmentirte Oberfläche des Eies am animalen Pol; *pr* protoplasmareicher, *d* dotterreicher Theil des Eies; *sp* Kernspindel.

reicheren Theil aufliegt und wegen seiner geringeren specifischen Schwere obenauf schwimmt und horizontal ausgebreitet ist. In einer horizontalen Protoplasmascheibe aber kommt die Kernspindel horizontal zu liegen (Fig. 44 *A*, *sp*); mithin muss die Theilungsebene sich in verticaler Richtung bilden. Zuerst beginnt sich eine kleine Furche am animalen Pole zu zeigen, weil dieser mehr unter dem Einfluss der ihm genäherten Kernspindel steht und mehr Protoplasma enthält, von welchem die Bewegungserscheinungen bei der Theilung ausgehen. Die Furche vertieft sich langsam nach abwärts und schneidet nach dem vegetativen Pole zu durch.

Durch den ersten Theilungsact erhalten wir zwei Halbkugeln (Fig. 45, $_2$), von denen eine jede aus einem protoplasmareicheren, nach oben gerichteten und einem nach abwärts gekehrten, protoplasmaärmeren Quadranten zusammengesetzt ist. Dadurch wird erstens die Lage und zweitens die Achse des Kerns, wenn er sich zur zweiten Theilung anschickt, wieder fest bestimmt. Den Kern haben wir nach der von uns oben aufgestellten Regel im protoplasmareicheren Quadranten aufzusuchen; zu seiner Längsachse muss sich die Achse der Spindel parallel einstellen, sie muss also horizontal zu liegen kommen. Die zweite

Theilungsebene ist daher, wie die erste, lothrecht und schneidet sie rechtwinklig.

Nach Ablauf der zweiten Furchung besteht das Amphibienei aus vier Quadranten (Fig. 45, 4), die durch verticale Theilungsebenen von einander getrennt sind und zwei ungleichwerthige Pole besitzen, einen protoplasmareicheren, leichteren, nach oben gerichteten und einen dotterreicheren, schwereren, nach abwärts gekehrten. Beim äqual sich furchenden Ei sahen wir, dass auf dem dritten Theilungsstadium die Achse der Kernspindel sich parallel zur Längsachse des Quadranten einstellt. Das ist auch hier in einer etwas modificirten Weise der Fall. Wegen des

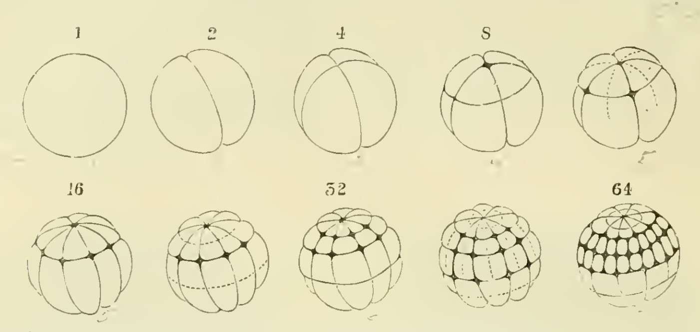


Fig. 45. **Furchung von Rana temporaria** nach Ecker.
Die über den Figuren stehenden Zahlen geben die Anzahl der in dem betreffenden Stadium vorhandenen Segmente an.

grösseren Protoplasmareichthums der oberen Hälfte des Quadranten kann die Spindel nicht wie bei dem äqual sich furchenden Ei in die Mitte zu liegen kommen, sondern muss dem animalen Pol des Eies mehr genähert sein (Fig. 44 *B*, *sp*). Ferner steht sie genau vertical, da die 4 Quadranten des Amphibieneies wegen der ungleichen Schwere ihrer beiden Hälften im Raume fest orientirt sind. In Folge dessen muss jetzt die dritte Theilungsebene eine horizontale werden, ferner muss sie oberhalb des Aequators der Eikugel mehr oder minder nach ihrem animalen Pole zu gelegen sein (Fig. 45, 8). Die Theilproducte sind von sehr ungleicher Grösse und Beschaffenheit und sind der Grund, warum man diese Form der Furchung als eine inäquale bezeichnet hat. Die 4 nach oben gelegenen Segmente sind kleiner und dotterärmer, die 4 unteren viel grösser und dotterreicher. Nach den Polen, denen sie zugekehrt sind, werden sie auch als animale und vegetative Zellen von einander unterschieden.

Im weiteren Verlaufe der Entwicklung wird der Unterschied zwischen den animalen und den vegetativen Zellen immer grösser, da die Zellen um so rascher und häufiger sich theilen, je protoplasmareicher sie sind. Auf dem vierten Stadium werden zuerst die 4 oberen Segmente durch verticale Furchen in 8 zerlegt, erst nach einiger Zeit zerfallen in derselben Weise auch die 4 unteren, so dass jetzt das Ei aus 8 kleineren und 8 grösseren Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 45, 16). Nach einer kurzen Ruhepause theilen sich abermals zuerst die 8 oberen Segmente und zwar jetzt durch eine äquatoriale Furche, und etwas später zerlegt eine ähnliche Furche auch die 8 unteren Segmente (Fig. 45, 32). In gleicher Weise zerfallen die 32 Segmente in 64 (Fig. 45, 64). Auf den

nun folgenden Stadien werden die Theilungen in der animalen Hälfte der Eikugel noch mehr als in der vegetativen beschleunigt. Während die 32 animalen Zellen durch zwei rasch auf einander folgende Theilungen schon in 128 Stücke zerlegt sind, findet man in der unteren Hälfte noch 32 Zellen, die in Vorbereitung zur Furchung begriffen sind. So kommt es, dass als Endresultat des Furchungsprocesses ein kugeliger Zellenhaufen mit ganz ungleichwerthigen Hälften entsteht, einer nach oben gelegenen, animalen Hälfte mit kleinen, pigmentirten Zellen und einer vegetativen Hälfte mit grösseren, dotterreichen, hellen Zellen.

Aus dem Verlauf der inäqualen Furchung und aus einer Reihe anderer Erscheinungen lässt sich ein zuerst von Balfour formulirtes allgemeines Gesetz aufstellen, dass die Schnelligkeit der Furchung proportional ist der Concentration des im Theilungsstück befindlichen Protoplasma. Protoplasmareiche Zellen theilen sich rascher als solche, die mit viel Dottermaterial beladen sind.

IIa. Die partielle, discoidale Furchung.

Für die Darstellung der discoidalen Furchung dient uns das Hühnerei als classisches Beispiel. An ihm läuft der gesammte Furchungsprocess noch innerhalb der Eileiter in dem Zeitraum ab, in welchem der Dotter mit einer Eiweisshülle und einer Kalkschale umgeben wird; er führt einzig und allein zu einer Zerklüftung der aus Bildungsdotter bestehenden Keimscheibe, während der grösste Theil des Eies, welcher den Nahrungsdotter enthält, ungetheilt bleibt und später in ein Anhängsel des Embryo, den sogenannten Dottersack, eingeschlossen und allmählich als Nahrungsmaterial aufgebraucht wird. Wie beim Froschei die pigmentirte animale Hälfte, so schwimmt auch beim Hühnerei, man mag es wenden, wie man will, die Keimscheibe oben auf, da sie der leichtere Theil ist. Wie beim Froschei die erste Theilungsebene eine verticale ist und am animalen Pole beginnt, so tritt auch beim Hühnerei (Fig. 46 *A*) in der Mitte der Scheibe eine kleine Furche (*b*) auf und dringt von oben her in verticaler Richtung in die Tiefe. Während aber beim Froschei die erste Theilungsebene bis zum entgegengesetzten Pol durchschneidet, theilt sie beim Hühnerei nur die Keim-

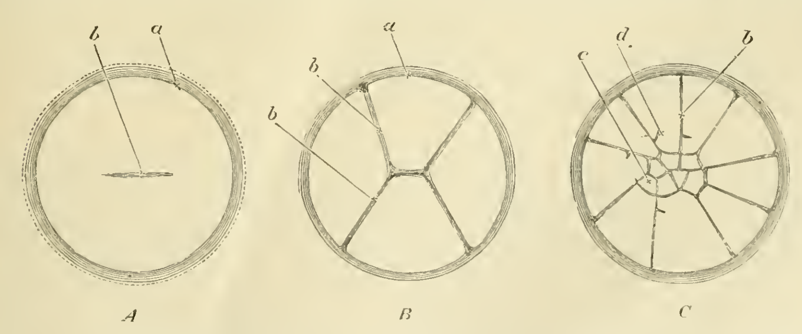


Fig. 46. **Oberflächenansicht der ersten Furchungsstadien des Hühnereies,** nach Coste.

a Rand der Keimscheibe, *b* verticale Furche, *c* kleines centrales, *d* grosses peripheres Segment.

scheibe in zwei gleiche Segmente, welche mit breiter Basis der ungetheilten Dottermasse aufsitzen und dadurch noch unter einander in Substanzverbindung stehen. Bald darauf bildet sich eine zweite verticale Furche, welche die erste unter rechtem Winkel kreuzt und gleichfalls auf die Keimscheibe beschränkt bleibt, die nun in vier Segmente zerlegt ist (Fig. 46 *B*).

Jedes der vier Segmente wird wiederum von einer radialen Furche halbirt. Die so entstandenen Theilstücke entsprechen Kreisausschnitten, die im Centrum der Keimscheibe mit spitzen Enden zusammenstossen und mit ihren breiten Enden nach der Peripherie gewandt sind. Von jedem der Segmente wird dann die Spitze durch eine quere oder dem Aequator der Eikugel parallel gerichtete Furche abgetrennt (Fig. 46 *C*), wodurch central gelegene, kleinere (*c*) und grössere, periphere Theilstücke (*d*) entstehen. Indem von nun an radiale und dem Aequator parallele Furchen alternirend auftreten, zerfällt die Keimscheibe in immer zahlreichere Stücke, welche so angeordnet sind, dass die kleineren im Centrum der Scheibe, also unmittelbar am animalen Pole, die grösseren nach der Peripherie zu liegen. Bei der fortschreitenden Zerklüftung schnüren sich die kleineren Theilstücke nach abwärts vollständig ab, während die peripheren grösseren Anfangs noch mit dem Dotter zusammenhängen (Fig. 47). Auf diese Weise erhalten wir schliesslich eine Scheibe kleiner Embryonalzellen, die nach ihrer Mitte zu in mehreren Lagen über einander angeordnet sind.

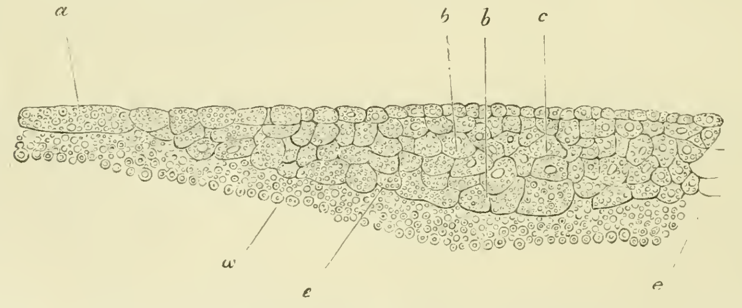


Fig. 47. **Querschnitt durch die Keimscheibe des Hühnereies während der späteren Furchungsstadien,** nach Balfour.

Der Schnitt, welcher etwas mehr als die halbe Breite der Keimhaut wiedergibt (die Mittellinie ist bei *c*), zeigt, dass die Segmente der Oberfläche und des Centrums der Scheibe kleiner sind als die unteren und peripheren. Am Rande sind sie noch sehr gross. Eins derselben ist mit *a* bezeichnet.

a grosse periphere Zellen, *b* grössere Zellen der unteren Lagen; *c* Mittellinie der Keimhaut, *e* Grenze der Keimhaut gegen den weissen Dotter *w*.

Die an den Rand der Zellenscheibe unmittelbar angrenzende Dotterschicht, die besonders feinkörnig und protoplasmareich ist, verdient jetzt noch unsere ganz besondere Beachtung. Denn in ihr liegen isolirte Kerne, die viel besprochenen Dotterkerne (die „Merocyten" von Rückert) (Fig. 48 *nx'*). Beim Hühnchen sind sie weniger auffällig als bei Knochenfischen und Selachiern, bei welchen sie durch Balfour, Hoffmann, Rückert und Kastschenko genau untersucht worden sind. Früher liess man die Dotterkerne direct im Dotter entstehen, eine Annahme, die an sich sehr unwahrscheinlich ist, da nach unserer jetzigen Kenntniss überhaupt freie Kernbildung im Thier- und Pflanzen-

reich nicht vorzukommen scheint. Mit Recht leitet man daher jetzt die Dotterkerne vom Furchungskerne ab. Wahrscheinlich bilden sie sich schon frühzeitig aus, wenn die zuerst entstandenen Segmente, welche wir mit dem Dotter noch eine Zeit lang in Verbindung sahen, von diesem sich abzuschnüren beginnen. Es wird dies in der Weise geschehen, dass in den Segmenten Kernspindeln entstehen, die bei der Abschnürung zur Hälfte in die allseitig isolirten Embryonalzellen, zur anderen Hälfte in die darunter gelegene Dotterschicht gerathen und hier zu bläschenartigen Dotterkernen werden.

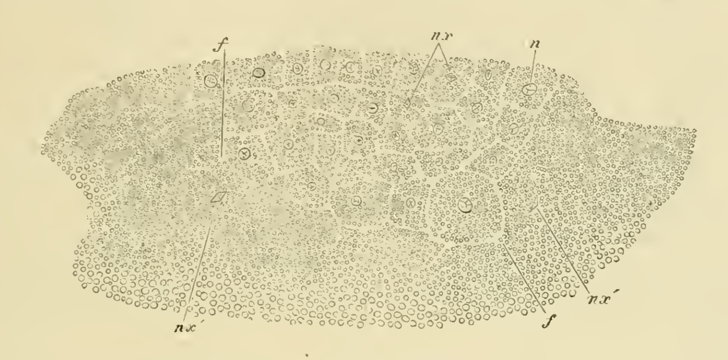


Fig. 48. **Querschnitt durch die Keimscheibe eines Pristiurus-Embryo während der Furchung,** nach Balfour.

n Kerne, *nx* umgestaltete Kerne vor der Theilung, *nx'* umgestaltete Kerne im Dotter, *f* Furchen, welche in dem an die Keimscheibe anstossenden Dotter auftreten.

Ihre Anzahl vermehrt sich später durch directe Theilung, was dadurch festgestellt ist, dass man an Durchschnitten Kernspindeln in der Dotterschicht beobachtet hat (Fig. 48 *nx'*).

Wie auf der einen Seite eine Vermehrung, findet auf der anderen Seite auch wieder eine Verminderung in der Anzahl der Dotterkerne statt, wie von vielen Seiten behauptet wird (Waldeyer, Rückert, Balfour etc.). Es geschieht dies dadurch, dass sich Kerne mit Protoplasma vom Dotter abschnüren und zur Vergrösserung der Zellenscheibe beitragen. Mit Waldeyer können wir sie secundäre Furchungszellen und den ganzen Process als eine Art von Nachfurchung bezeichnen.

Durch die Nachfurchung wird ein Theil des Dottermaterials allmählich noch zu Zellen individualisirt. Diese fügen sich dem Rande der Keimscheibe an, welche sich mit ihrer Hülfe in der Fläche vergrössert und über einen immer ansehnlicher werdenden Bezirk der ungetheilt bleibenden Dotterkugel herüberwächst. Noch auf späten Stadien des Entwicklungsprocesses, wenn die zellige Keimscheibe sich schon längst in die Keimblätter gesondert hat, schreitet am Rande derselben die Nachfurchung in der angrenzenden Dottermasse weiter fort, neues Zellenmaterial liefernd. Alles in Allem stellt somit die Schicht, in welcher die Dotterkerne liegen, zwischen dem gefurchten Keim und dem ungefurchten Nahrungsdotter ein wichtiges Bindeglied dar, auf welches ich später noch einmal zurückkommen werde.

Das Auftreten von Merocyten und die von ihnen ausgehende Nachfurchung sind Erscheinungen, die durch die übermächtige Ausbildung

des Dottermaterials hervorgerufen sind und eine, wenn auch langsam vor sich gehende Zerlegung desselben in Zellen ermöglichen.

Eine höchst interessante Complication des partiellen Furchungsprocesses meroblastischer Eier haben Rückert und Oppel, der eine bei Selachiern, der andere bei Reptilien, zu beobachten Gelegenheit gehabt. Wie schon früher erwähnt wurde (S. 52), dringen hier mehrere Samenfäden in ein Ei ein, aus denen entsprechend viele Samenkerne hervorgehen. Von diesen wandert aber nur einer, wahrscheinlich der am nächsten gelegene, zum Eikern hin und verschmilzt mit ihm zum Furchungskern, der sich in dem Mittelpunkt der Keimscheibe einstellt. Hier vermehrt er sich durch aufeinander folgende Zweitheilungen in 2, 4, 8 Kerne etc., wobei die Keimscheibe um sie in einzelne Segmente durch partielle Furchung abgetheilt wird.

Die nicht zur Verschmelzung mit dem Eikern gelangten Samenkerne kommen in den unter der Keimscheibe befindlichen Dotter zu liegen und bilden hier die Dotterkerne oder Merocyten. Sie vermehren sich ebenfalls auch ziemlich lebhaft durch Theilung, wobei sie auf dem Spindelstadium nur die Hälfte der Kernsegmente aufweisen, welche eine Zählung bei den Abkömmlingen des Furchungskerns ergiebt (Rückert).

Später scheinen sie allmählich zu degeneriren und nach der Angabe von Rückert am Aufbau der embryonalen Keimblätter nicht Theil zu nehmen.

Wenn wir am Schluss des Abschnittes einen Vergleich zwischen der partiellen und der inäqualen Furchung anstellen, zu deren Beschreibung wir uns der Eier des Hühnchens und des Frosches bedient haben, so ist es nicht schwer, die erstere von der letzteren abzuleiten und eine Ursache für ihre Entstehung aufzufinden. Die Ursache ist dieselbe, welche auch die Entstehung der inäqualen aus der äqualen Furchung veranlasst hat; es ist die stärkere Ansammlung von Nahrungsdotter, die hiermit Hand in Hand gehende Ungleichmässigkeit in der Vertheilung der Eisubstanzen und die Veränderung in der Lage des Furchungskerns. Der beim Froschei noch in einem Uebergangsstadium befindliche Differenzirungsprocess ist beim Hühnerei zu Ende geführt. Die dort schon am animalen Pole reichlicher angesammelte, protoplasmatische Substanz hat sich hier in noch höherem Grade concentrirt und hat sich damit zugleich als eine den Furchungskern einschliessende Scheibe vom Nahrungsdotter abgesetzt. Dieser, in ungeheurer Menge am entgegengesetzten Pole angehäuft, ist in Folge der Sonderung relativ arm an protoplasmatischer Substanz, welche die Lücken zwischen den grossen Dotterkugeln nur spärlich ausfüllt.

Da nun beim Theilungsprocess die Bewegungserscheinungen vom Protoplasma und Kern ausgehen, das Dottermaterial sich aber passiv verhält, so kann bei den meroblastischen Eiern die active Substanz die passive nicht mehr bewältigen und mit in Stücke zerlegen. Schon beim Froschei macht sich ein Uebergewicht des animalen Pols beim Furchungsprocess bemerkbar; in seinem Bereich liegt der Kern, treten die Strahlenfiguren im Protoplasma auf, fängt die erste und zweite Theilungsebene sich zu bilden an, während sie am vegetativen Pole zuletzt durchschneidet; ferner laufen dort während der späteren Stadien die Theilungsprocesse rascher ab, so dass ein Gegensatz zwischen kleineren, animalen und grösseren, vegetativen Zellen entsteht. Beim Hühnerei ist das Uebergewicht des animalen Poles noch mehr vergrössert und der Gegensatz zum vegetativen Pol

auf das Schärfste durchgeführt. Die Theilungsfurchen beginnen nicht nur hier, sondern bleiben auch auf den an ihn angrenzenden Bezirk beschränkt. Auf der einen Seite erhalten wir so eine Scheibe aus kleinen animalen Zellen, auf der anderen Seite eine mächtige, ungetheilte Dottermasse, welche den grösseren, vegetativen Zellen des Froscheies entspricht. Die in der Peripherie der Keimscheibe eingeschlossenen Dotterkerne sind den Kernen der vegetativen Zellen des Froscheies gleichwerthig.

IIb. Die partielle, superficiale Furchung.

Die zweite Unterart der partiellen Furchung ist im Stamm der Arthropoden verbreitet und tritt bei den Eiern auf, bei denen eine central gelegene Masse von Nahrungsdotter von einer Rindenschicht von Bildungsdotter eingeschlossen ist. Mannigfache Variationen sind hier möglich, sowie sich auch Uebergänge zur äqualen und inäqualen Furchung finden. Wenn der Verlauf ein recht typischer ist, so liegt der Furchungskern, von einer Protoplasmahülle umgeben, in der Mitte des Eies im Nahrungsdotter; hier theilt er sich in 2 Tochterkerne, ohne dass eine Theilung der Eizelle auf dem Fusse folgt (Fig. 49 *A*). Die Tochterkerne theilen sich wieder in 4, diese in 8, 16, 32 Kerne und so weiter, während das Ei als Ganzes immer noch ungetheilt bleibt (Fig. 49 *B*).

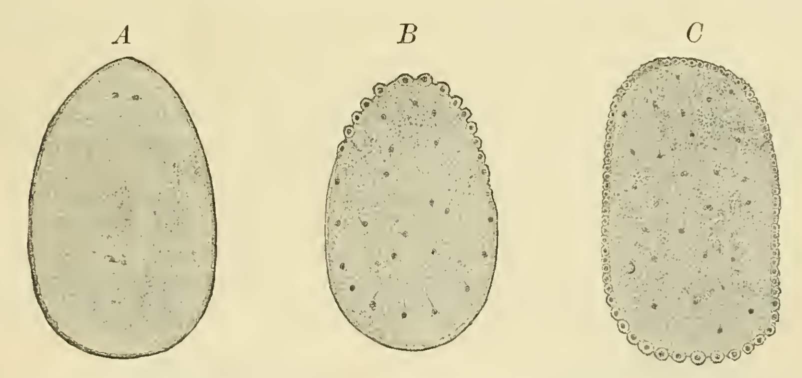


Fig. 49. **Superficiale Furchung des Insecteneies (Pieris crataegi)** nach Bobretzky.
A Theilung des Furchungskerns. *B* Heraufrücken der Kerne zur Bildung der Keimhaut (Blastoderm). *C* Bildung der Keimhaut.

Später rücken die Kerne aus einander, wandern zum grössten Theil allmählich an die Oberfläche empor und dringen in die protoplasmatische Rindenschicht ein, wo sie sich in gleichmässigen Abständen von einander anordnen. Jetzt erst erfolgt auch am Ei der Furchungsprocess, indem die Rindenschicht in so viele Zellen zerfällt, als Kerne in ihr liegen, während der centrale Dotter ungetheilt bleibt (Fig. 49 *B* u. *C*). Letzterer ist daher plötzlich von einer aus kleinen Zellen gebildeten Blase oder einer Keimhaut eingeschlossen. Anstatt eines polständigen (telolecithalen) haben wir einen mittelständigen (centrolecithalen) Dotter. In diesem bleiben wie bei den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere gewöhnlich Dotterkerne oder Merocyten in kleiner Anzahl zurück.

b) Die an den Furchungsprocess sich anschliessenden Embryonalstadien der Morula und Blastula.

Nachdem wir mit den verschiedenen Arten des Furchungsprocesses bekannt geworden sind, wird es zweckmässig sein, noch einen Augenblick bei dem Resultat desselben zu verweilen. Je nachdem der Furchungsprocess in der einen oder anderen der 4 beschriebenen Weisen verläuft, entsteht ein Zellenhaufen mit entsprechenden charakteristischen Merkmalen. Aus der äqualen Furchung entsteht ein kugeliger Keim mit annähernd gleich grossen Zellen (Amphioxus, Säugethiere) (Fig. 43, S. 62), aus der inäqualen sowie aus der discoidalen Furchung geht eine polar differenzirte Keimform hervor. Ihre polare Differenzirung gibt sich in ersterem Fall (Cyclostomen, Amphibien) darin kund, dass am animalen Pol kleine Zellen, am entgegengesetzten vegetativen Pol grosse dotterreiche Elemente vorgefunden werden (Fig. 45, 64, S. 66). Im anderen Falle (Fig. 48, S. 69) ist der vegetative Pol durch eine ungetheilte Dottermasse eingenommen, in der an bestimmten Bezirken Kerne liegen (Fische, Reptilien und Vögel). Aus der superficialen Furchung endlich entwickelt sich ein Keim mit einem Zellenmantel, der eine ungetheilte, ebenfalls mit einigen Kernen versehene Dottermasse umschliesst (Arthropoden) (Fig. 49 *C*).

Der vielzellige Keim geht bald auf früheren, bald erst auf späteren Stadien des Furchungsprocesses weitere Veränderungen dadurch ein, dass sich in seiner Mitte durch Auseinanderweichen der Embryonalzellen eine kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Furchungshöhle entwickelt. Anfangs eng, weitet sie sich mehr und mehr aus, wodurch die Oberfläche der ganzen Keimform vergrössert wird und ursprünglich central gelegene Zellen an die Oberfläche rücken.

Man hat die solide und die ausgehöhlte Form des Zellenhaufens mit verschiedenen Namen belegt. Von einer Morula oder Maulbeerkugel spricht man, so lange die Furchungshöhle noch nicht oder nur wenig ausgebildet ist. Wenn sich dagegen, wie es gegen Ende des Furchungsprocesses fast stets der Fall ist, ein grösserer Hohlraum ent-

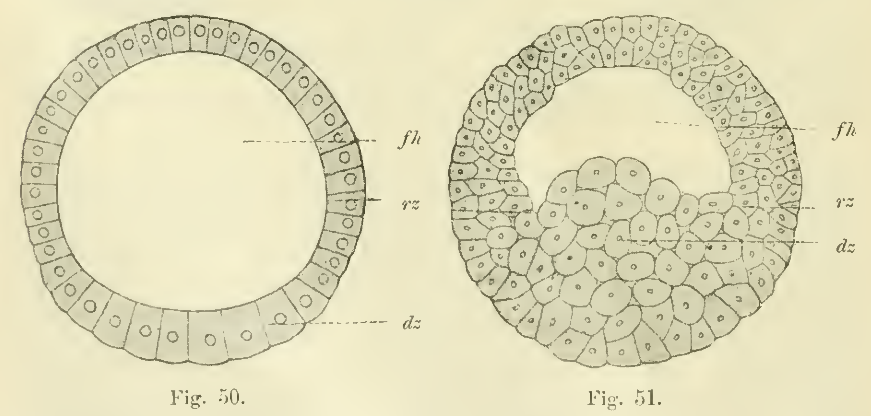


Fig. 50. Fig. 51.

Fig. 50. **Keimblase des Amphioxus**, nach Hatschek.
Fig. 51. **Keimblase von Triton taeniatus.**
fh Furchungshöhle, *dz* dotterreichere Zellen, *rz* Randzone.

wickelt hat, nennt man den Keim Blastula oder Keimblase. Die letztere zeigt auch wieder, je nach dem Dotterreichthum des ursprünglichen Eies und nach der Art des vorausgegangenen Furchungsprocesses, eine vierfach verschiedene Gestaltung.

Im einfachsten Fall (Fig. 50) ist die Wand der Blase nur eine Zellenlage stark; die Zellen sind gleich gross und cylindrisch und schliessen dicht zu einem Epithel an einander (viele niedere Thiere, Amphioxus). Bei niederen, wasserbewohnenden Thieren verlassen auf diesem Stadium die Keimblasen die Eihüllen und schwimmen, indem die Cylinderzellen Flimmern auf ihrer Oberfläche entwickeln, in rotirender Bewegung als Flimmerkugeln oder Blastosphären im Wasser herum.

Bei inäqual sich furchenden Eiern wird gewöhnlich die Keimblase von mehreren Zellschichten gebildet, wie beim Frosch und Triton, und zeigt dabei an einzelnen Stellen eine verschiedene Dicke (Fig. 51). Am animalen Pole ist die Wandung dünn, am vegetativen dagegen so stark verdickt, dass von hier ein Höcker, der aus grossen Dotterzellen zusammengesetzt ist, in die Furchungshöhle weit vorspringt und sie nicht unerheblich einengt.

Am meisten sind die Eier mit partieller, discoidaler Furchung modificirt, so dass man bei ihnen von einer Keimblase im strengen Sinne des Wortes kaum reden kann. In Folge des ventralwärts massenhaft angesammelten Dotters ist die Furchungshöhle ausserordentlich eingeengt und nur noch als ein schmaler, mit eiweisshaltiger Flüssigkeit erfüllter Spalt erhalten.

Bei der superficialen Furchung kommt es, streng genommen, nicht zur Entwicklung einer Keimblase, da die Stelle, wo sich die Furchungshöhle entwickeln sollte, von dem Nahrungsdotter ausgefüllt wird (Fig. 49 *C*). Der letztere bleibt entweder ungetheilt oder zerfällt noch nachträglich wie bei den Insecten in einzelne Dotterzellen.

c) Experimente und Theorieen über die Bedeutung der erstgebildeten Furchungszellen und einzelner Abschnitte des Eies für die Organbildung des Embryo.

Schon mehreren Beobachtern ist es aufgefallen, dass die ersten Theilebenen, durch welche das Ei in zwei, vier und acht Zellen zerfällt, bei einzelnen Thierarten mehr oder minder genau mit den drei Hauptebenen übereinstimmen, welche man durch den Körper der bilateralsymmetrischen Thiere hindurchlegt. In manchen Fällen stimmt die erste, in anderen Fällen wieder die zweite Theilebene mit der Medianebene des werdenden Embryos annähernd überein. Solche Beobachtungen sind von Götte am Ei von Nematoden, von van Beneden und Julin am Ascidienei, von Pflüger, Roux und Oscar Schultze am Ei von Rana esculenta, von Ebner, Johnson und mir an Eiern von Triton gemacht worden. Bei manchen Thierarten ist es sogar möglich, noch vor der ersten Theilung dem Ei anzusehen, wie später der Embryo in ihm orientirt sein wird. So wird die Längsachse von ovalen oder längsgestreckten Eiern auch stets zur Längsachse des Embryos, und zuweilen lässt sich bei ihnen aus kleineren Unterschieden in der Substanzvertheilung, in der Pigmentirung und aus anderen Merk-

malen bestimmen, an welche Seiten der Längsachse das Kopf- und das Schwanzende zu liegen kommen werden und ferner, welche Flächen des Eies sich zur embryonalen Rücken- und Bauchfläche gestalten werden.

Für das Hühnerei kann man sogar, ohne die Kalkschale zu öffnen, nach einer von Kupffer, Koller, Gerlach und Duval aufgestellten Regel, mit grosser Wahrscheinlichkeit angeben, was für eine Lage der sich entwickelnde Embryo einnehmen wird. Wenn man ein Ei so vor sich hinlegt, dass der stumpfe Pol nach links, der spitze nach rechts sieht, so zerlegt eine die beiden Eipole verbindende Linie die Keimscheibe in eine dem Beobachter zugekehrte Hälfte, welche zum hinteren Ende des Embryo wird, und in eine vordere, zum Kopfende sich entwickelnde Hälfte.

Schon während des Furchungsprocesses zeigen beide Hälften unterscheidende Merkmale. Denn vorn verläuft die Furchung an der Keimscheibe etwas langsamer als hinten. Dort findet man daher grössere, hier kleinere und zahlreichere Embryonalzellen (Oellacher, Kölliker, Duval).

Durch derartige Wahrnehmungen und an sie angeknüpfte Betrachtungen sind manche Forscher zu der Hypothese geführt worden, dass „es auf dem Wege rückläufiger Verfolgung gelingen müsse, am befruchteten oder selbst am unbefruchteten Ei, also in einer Periode mangelnder, morphologischer Gliederung, den Ort für die Anlage eines jeden Organs räumlich zu bestimmen“. His hat diesen Gedanken zuerst für die Keimscheibe des Hühnereies ausgesprochen und hat das Princip, wonach die Keimscheibe die Organanlagen in flacher Ausbreitung vorgebildet enthält und umgekehrt, ein jeder Keimscheibenpunkt in einem späteren Organ sich wiederfindet, das Princip der organbildenden Keimbezirke genannt. Jedes Organ soll seine besondere Substanzanlage in einem Bezirk der Keimscheibe besitzen, der schliesslich das Material zu seiner Bildung hergibt. Die einzelnen in der Keimscheibe vorhandenen Anlagen aber sollen während der Entwicklung ungleich rasch und stark wachsen.

Es lässt sich indessen leicht zeigen, dass diese ganze Auffassungsweise eine verfehlte ist und dass die Erscheinungen, welche zum Princip der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben, sich in anderer Weise sehr einfach erklären lassen.

Wie schon auf Seite 11—15 dargelegt wurde, setzt sich die reife Eizelle, besonders wenn sie eine beträchtliche Grösse erreicht, aus verschiedenartigen Substanzen von ungleichem, specifischem Gewicht und von sehr verschiedenem Werth für die Lebensprocesse, aus Protoplasma und aus Dottereinschlüssen, zusammen. Schon während ihres Wachsthums im Eierstock, hauptsächlich aber während der letzten Stadien der Reife und der Befruchtung werden die verschiedenen Substanzen ihrer Schwere nach im Eiraume ungleich vertheilt. Die Eizellen erhalten dadurch eine für die einzelnen Thierklassen eigenthümliche Organisation, die man als polare Differenzirung bezeichnet hat. Da in Folge dessen ihr Schwerpunkt excentrisch zu liegen kommt, müssen die Eier, sofern nicht andere Momente der Schwerkraft entgegenwirken, eine feste Ruhelage im Raume einzunehmen suchen, der Art, dass sie ihre aus leichterer Substanz bestehende Fläche (die animale Polseite) nach oben, die entgegengesetzte, schwerere (vegetative) nach unten richten.

Ausser dieser polaren Differenzirung bildet sich bei manchen Eizellen zugleich noch eine bilateral-symmetrische Organisation aus, indem

die Substanzen von ungleicher Schwere und verschiedenem, physiologischem Werth sich zu beiden Seiten einer Symmetrieebene gleichmässig vertheilen. Da die Symmetrieebene sich stets der Schwere nach senkrecht einstellen wird, kommt ihr auch noch die Bedeutung einer Gleichgewichtsebene zu.

Die in der Form des Eies und in der Differenzirung seines Inhalts gegebenen Verhältnisse üben nun auf eine ganze Reihe von Entwicklungsprocessen, am meisten aber auf die ersten Stadien, einen sehr eingreifenden, gewissermaassen richtenden Einfluss aus.

Erstens bestimmen sie die mit einem hohen Grad von Gesetzmässigkeit auftretenden Richtungen der ersten Theilebenen der Eizelle. So bildet sich zum Beispiel in einem ovalen Ei die erste Theilebene nach Regeln, die auf Seite 63 entwickelt wurden, fast ausnahmslos senkrecht und rechtwinklig zur Längsachse aus und entspricht so einer Querebene des späteren embryonalen Körpers; die zweite Theilebene aber, welche die erste wieder rechtwinklig schneiden muss, fällt mit der Medianebene annähernd zusammen. Bei einer kugeligen, aber bilateral-symmetrisch organisirten Eizelle wird bei der Theilung die Kernspindel gewöhnlich so eingestellt, dass die erste Theilebene mit der Symmetrieebene zusammenfällt.

In ähnlicher Weise ist zweitens die Form der Eizelle und die verschiedenartige Differenzirung ihres Inhaltes auch bestimmend für besondere Merkmale späterer Embryonalstadien: der Keimblase, der Gastrula etc. Denn während des Furchungsprocesses sind die einzigen Stofftheilchen, welche eine Zunahme und zugleich eine Verlagerung im Eiraum erfahren, die Kernsubstanzen. Sie ändern die Lage, weil nach jeder Theilung die Tochterkerne in entgegengesetzter Richtung auseinander rücken, als ob sie sich wie die gleichnamigen Pole zweier Magnete gegenseitig abstiessen. Hiervon abgesehen, wird durch die Zerlegung der grossen Eizelle in immer kleiner werdende Tochterzellen die von vornherein gegebene räumliche Vertheilung der Stofftheile von verschiedener Schwere und von verschiedenem Werth im Ganzen wenig geändert. Daher sind die nach unten gelagerten Zellen auch auf späteren Entwicklungsstadien reicher an Dottermaterial, die nach oben gelegenen dagegen reicher an Protoplasma. Damit hängt gleichzeitig noch ein Unterschied in ihrer Grösse zusammen, da protoplasmareiche Zellen sich rascher theilen als protoplasmaärmere; in Folge dessen müssen sich verschiedene Bezirke ungleich grosser und mit verschiedener Geschwindigkeit sich vermehrender Zellen ausbilden.

Wenn nun durch die ersten Entwicklungsprocesse weder die Form des Eies noch auch durch die Zerlegung in immer zahlreichere Zellen die ursprünglich gegebene, ungleiche Vertheilung ihrer verschiedenen Substanzen verändert wird, so muss das ungefurchte Ei und die aus ihr hervorgehende Keimblase in beiden Beziehungen Uebereinstimmungen aufweisen. Ein ovales Ei liefert eine ovale Keimblase, ein kugelig polar differenzirtes und eventuell bilateral-symmetrisches Ei geht in eine Keimblase mit denselben Eigenschaften über. Ungefurchtes Ei und Keimblase müssen daher annähernd auch dieselbe Symmetrie- und Gleichgewichts-Ebene besitzen, da es für dieses Verhältniss gleichgültig ist, ob die durch ihre Schwere unterschiedenen Substanzen den Raum einer einzigen, grossen Zelle erfüllen oder auf den Inhalt vieler Zellen vertheilt sind.

Die Form der Keimblase und die ihr vom Ei überkommene, ungleiche Massenvertheilung ihrer Substanzen muss naturgemäss auch wieder auf die nächst anschliessenden Entwicklungsstadien von Einfluss sein, auf die Gastrula und auf die aus ihr sich entwickelnde Embryonalform, an welcher die ersten charakteristischen Organe des Wirbelthierembryo, Chorda und Nervenrohr, zum Vorschein kommen. Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn auch diese sich in einem gewissen Grade gemäss der ersten Organisation der Eizelle im Eiraum orientiert zeigen und wenn die Symmetrie- und Gleichgewichts-Ebene der ungetheilten Eizelle und der Keimblase auch zur Symmetrieebene der Gastrula und des Embryo mit den sichtbar werdenden Rückenwülsten wird.

In diesem Sinne bezeichnete ich in einer Abhandlung, in welcher ich auf die oben besprochenen Beziehungen aufmerksam gemacht habe, das eben befruchtete Ei gewissermaassen als eine Form, welcher sich der werdende Embryo, besonders auf den Anfangsstadien der Entwicklung, in vielfacher Beziehung anpassen muss. Hierdurch erklären sich auf die einfachste und naturgemässeste Weise die Erscheinungen, welche zu der Aufstellung des Princips der organbildenden Keimbezirke die Veranlassung gegeben haben. Sie lassen sich somit nicht mehr als Beweis für die Anschauung verwerthen, dass schon das ungetheilte Ei die Organisation des Embryo in der flächenartigen Vertheilung von organbildenden Substanzen vorgebildet enthält.

Uebrigens lässt sich die Richtigkeit unseres Standpunktes noch auf manchen anderen Wegen erweisen. Man kann mit fein zugeschärfter Nadel die befruchtete Eizelle mancher Thiere anstechen, so dass ein Theil ihres Inhaltes ausläuft; man kann bei grossen Eiern (Frosch, Axolotl) auch den Inhalt durcheinander rühren; es entwickelt sich doch in vielen Fällen ein normaler Embryo, was nicht möglich wäre, wenn das Ei in Bezirken angeordnete, organbildende specifische Stoffe enthielte.

Aus alledem ergibt sich die Gültigkeit des Lehrsatzes. Das unentwickelte Ei hat keine andere Organisation als die einer Zelle; es ist daher in seiner Organisation von der Organisation des aus ihm entstehenden Thierkörpers ebenso verschieden, wie jede andere Zelle des fertigen Thieres. Zellenorganisation und Organisation des vielzelligen Thieres sind überhaupt gar keine vergleichbaren Bildungen. Die Organe eines Thieres entstehen nicht aus einzelnen Substanzanlagen einer Zelle, sondern durch gesetzmässige Zusammenfügung und Differenzirung vieler Zellen, welche auf dem Wege der Theilung aus der Substanzmasse einer Mutterzelle hervorgegangen sind.

Dem „Princip der organbildenden Keimbezirke“ ihrem Wesen nach verwandt ist eine zweite, von Roux aufgestellte Hypothese, welcher ihr Urheber den Namen der „Mosaiktheorie“ gegeben hat. In der oben erwähnten und bereits erklärten Uebereinstimmung, welche die drei ersten Furchungsebenen mancher Eier und die drei Hauptebenen des Körpers der bilateral-symmetrischen Thiere in ihrer Richtung mehr oder minder zeigen, vermuthet Roux tiefere ursächliche Beziehungen. Er formulirt sie dahin, dass die ersten Furchungen die Aufgabe hätten, sowohl die verschiedenen Bildungsmaterialien, als auch die differenzirenden und gestaltenden Kräfte für die einzelnen Körperregionen von einander zu

sondern. Die Sonderung soll vor allen Dingen durch die Kerntheilung bewirkt werden, indem ROUX die Hypothese annimmt, dass die Kernsubstanz die Trägerin der erblichen Eigenschaften oder des Idioplasmas NÄGELI's sei. Wenn man nach der ersten oder zweiten Theilung einzelne Zellen zerstört, so können nach der Mosaiktheorie die übrig bleibenden sich nur zu einem bestimmten Stück des Embryos entwickeln, da sie nur mit Stoff und Kraft zur Erzeugung eines Theilstücks in Folge qualitativ ungleicher Kerntheilung ausgestattet, das heisst, von vornherein für eine ganz bestimmte Aufgabe im Entwicklungsplan specificirt sind. Bei Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln muss aus dem überlebenden Rest eine linke oder rechte Körperhälfte (Hemiembryo lateralis), bei Zerstörung der zwei vorderen oder der zwei hinteren Theilstücke des Vierzellenstadiums muss sich eine Schwanzhälfte oder eine Kopfhälfte entwickeln (Hemiembryo posterior und anterior). Missbildungen, die ROUX bei Zerstörung bestimmter Furchungskugeln des Froscheies erhalten hat, deutet er in diesem Sinne. So erscheint ihm denn der Entwicklungsprocess der einzelnen Regionen und Organe des Körpers als eine Mosaikarbeit, da jede Furchungszelle sich unabhängig von der andern vermöge besonderer nur ihr zukommender Eigenschaften und Kräfte zu dem, was sie wird, entwickelt.

Von theoretischen Erwägungen abgesehen ist der in der Mosaiktheorie verkörperte Irrthum vor allen Dingen durch zwei Reihen von Experimenten nachgewiesen worden.

Erste Reihe von Experimenten.

Durch äussere Eingriffe lässt sich der Furchungsprocess in typischer Weise und der Art abändern, dass die Theilebenen ganz andere Richtungen als beim normalen Entwicklungsverlauf einschlagen. DRIESCH, dessen Untersuchungen von ZIEGLER fortgeführt und bestätigt worden sind, hat befruchtete Echinodermeneier zwischen Glasplatten allmählich zu einer immer dünner werdenden Scheibe abgeplattet und dadurch bewirkt, dass die ersten sechzehn Zellen nicht, wie es normal geschieht, durch verticale und horizontale Theilebenen, die in wechselnder Folge auftreten, sondern nur durch verticale Theilebenen von einander getrennt werden. In der einschichtigen Zellplatte haben die Kerne der einzelnen Embryonalzellen natürlich eine ganz andere Lage, als bei ungestörter Entwicklung zu einander eingenommen. Trotzdem werden aus so behandelten Eiern normale Plutei nach Aufhebung der Pressung gezüchtet.

Noch eigenartigere Ergebnisse lassen sich durch Pressung des Froscheies (HERTWIG, BORN) vor Eintritt der ersten Furchung erzielen. Da hier der Inhalt polar differenzirt ist, lässt sich die Pressung in verschiedener Richtung ausführen, wodurch der Furchungsverlauf in sehr verschiedener Weise abgeändert wird.

Entweder kann man durch einen Druck zwischen zwei horizontalen Platten das Froschei vom animalen nach dem vegetativen Pole, oder man kann es durch zwei vertical gestellte Platten von der linken nach der rechten Seite zu einer dünnen Scheibe abplatten. In beiden Fällen sind natürlich die leichten und die schwereren Substanzen in der Scheibe in sehr ungleicher Weise angeordnet, und bedingen den grundverschiedenen Verlauf der ersten Furchungsebene (Fig. 52 *A*, *B*, *C*). Bei der dorsoventralen Abplattung (vom pigmentirten schwarzen nach dem unteren weissen Pol) treten zuerst zwei verticale Furchen auf, wie bei der normalen Theilung. Dann

aber kommt es nicht zur Anlage einer horizontalen Theilebene, sondern im dritten Theilungscyclus bilden sich zum dritten Male vertical gestellte Ebenen aus. In Folge dessen liegen jetzt alle 8 Zellen in einer Ebene nebeneinander (B^2), während sie beim gewöhnlichen Verlauf (A^2) in zwei Ebenen übereinander angeordnet sind, so dass sich 4 Zellen um den vegetativen Pol des Eies und 4 um den animalen Pol herumgruppiren. Hat man dagegen das Ei zwischen vertical gestellten Platten zusammengepresst, dann entsteht zuerst eine verticale Ebene; die zweite verticale Ebene aber, die normalerweise unter rechtem Winkel die erste schneiden sollte, bleibt aus, und anstatt dessen entsteht jetzt eine Horizontalebene, durch welche von den beiden ersten Theilstücken zwei obere kleinere Segmente abgetrennt werden (C^1). Wir erhalten also anstatt 4 in der Horizontalebene neben einander gelegenen Theilstücken 4 Theilstücke, von denen 2 oben, 2 unten liegen, und dem entsprechend sind auch die nächstfolgenden Furchungsstadien abgeändert (A^3, B^3, C^2 u. C^3).

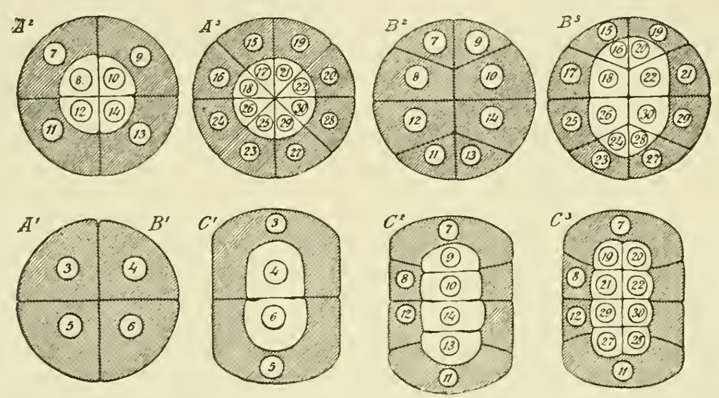
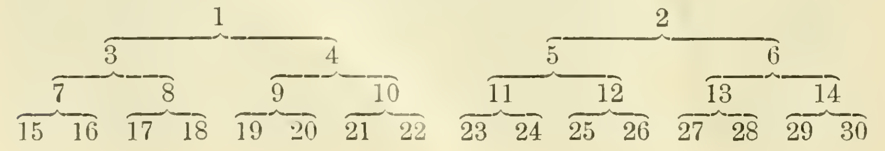


Fig. 52. Schemata von Froscheiern, welche zeigen, wie das Kernmaterial bei Abänderung des Furchungsprocesses verlagert wird. Die mit gleichen Zahlen benannten Kerne sind in den einzelnen Schemata immer gleicher Herkunft. Alle Eier sind vom animalen Pol aus gesehen. *A* normal entwickelte Eier; *B* zwischen horizontalen Platten gepresste Eier; *C* zwischen verticalen Platten gepresste Eier. Nach Hertwig.

Wie leicht einzusehen ist, wird in Folge dieser aussergewöhnlichen Theilungsvorgänge das Kernmaterial mit ganz verschiedenen Raumtheilen von Dottersubstanz in Verbindung gebracht. Der Experimentator kann, wie Driesch sich ausgedrückt hat, die vom befruchteten Kern der ungetheilten Eizelle abstammenden Tochterkerne wie einen Haufen Kugeln im Eiraum in sehr verschiedener Weise durcheinander würfeln.

Um dies Verhältniss dem Leser recht klar zu machen, haben in den 3 Schemata (Fig. 52 *A*, *B*, *C*) die einzelnen Kerne Ziffern erhalten, welche anzeigen sollen, in welcher Reihenfolge sie von den Kernen der beiden ersten Furchungszellen (1 u. 2) abstammen. Die Reihenfolge wird durch folgende zwei Stammbäume ausgedrückt:



In den drei Schemata sind also die Kerne mit gleichen Zahlen immer von gleicher Abstammung; sehen wir nun, wie sie beim regelrechten Verlauf und bei den zwei experimentell erzeugten Arten des Furchungsprocesses im Eiraum vertheilt werden.

Beim zweiten Theilungscyclus tritt der erste handgreifliche Unterschied auf: bei A^1 und B^1 liegen die Kerne 3 und 5 nach links, 4 und 6 nach rechts von der zweiten Theilungsebene, welche nach Roux's Hypothese der Medianebene des späteren Embryo entspricht; bei C^1 dagegen sind sie in zwei Schichten über einander gelagert, 4 und 6 dorsal, 3 und 5 ventral.

Im dritten Cyclus ist in keinem Falle mehr eine Uebereinstimmung in der Lage der Kerne vorhanden. Im Schema A^2 und B^2 sind zwar die Kerne noch in gleicher Weise nach links und rechts von der Medianebene vertheilt, aber dort liegen sie in doppelter Schicht über-, hier in einfacher Schicht hinter einander. Die Kerne 8, 10, 12, 14, welche in A^2 der oberen Lage angehören, nehmen in B^2 die Mitte der einschichtigen Scheibe ein und haben die in A^2 ventral gelegenen Kerne 7 und 9, 11 und 13 nach entgegengesetzten Enden nach den Kanten der Scheibe aus einander gedrängt. Im Schema C^2 endlich ist auf dem dritten Theilungsstadium immer noch keine mediane Theilungsebene entstanden; es liegen die Kerne 9, 10, 14, 13, die in A^2 und B^2 der rechten Körperseite angehören, in der dorsalen Zellschicht und die Kerne 7, 8, 12, 11 ventralwärts. Im vierten Theilungscyclus ist das Kernmaterial, wie eine Vergleichung der Figuren A^3—C^3 lehrt, im Eiraum noch mehr durch einander gewürfelt.

Trotzdem entstehen in allen drei Fällen normale Froschembryonen. Das würde selbstverständlicher Weise nicht möglich sein, wenn die Mosaiktheorie Recht hätte, dass durch den Furchungsprocess die einzelnen Furchungszellen mit qualitativ verschiedenen Kernsubstanzen ausgerüstet und dadurch zu bestimmten Aufgaben schon im Voraus bestimmt (specificirt) würden. Die absonderlichsten Missbildungen müssten dann ja aus dem „durcheinander gewürfelten Kernmaterial“ hervorgehen. Durch die Experimente wird vielmehr klar bewiesen, dass in den erstgebildeten Furchungszellen ein Kern dem andern in seinen Eigenschaften gleicht, das heisst, dass alle Kerne durch „erbgleiche Theilung“ vom ersten Furchungskern abstammen.

Im Uebrigen sei auch noch hervorgehoben, dass die hier mitgetheilten, durch Druck hervorgerufenen Abänderungen des Furchungsprocesses eine experimentelle Bestätigung der Regeln liefern, welche auf Seite 59 und 60 über die Richtung der Theilungsebenen aufgestellt wurden, wie der denkende Leser sich selber leicht klar machen wird.

Eine zweite Reihe von Experimenten hat zum Zweck, die einzelnen Theilstücke der ersten Furchungsstadien entweder ganz oder wenigstens theilweise von einander zu isoliren und in Folge des Eingriffes zu getrennter Entwicklung zu bringen.

Driesch und Wilson haben dies durch die von mir zuerst für andere Zwecke angewandte „Schüttelmethode“ erreicht, der erstere bei Eiern von Seeigeln, der letztere bei Eiern von Amphioxus. Durch vorsichtiges Schütteln kann der Experimentator sowohl auf dem Stadium der Zweitheilung, als auch der Vier- oder Achttheilung die Furchungskugeln von einander isoliren; und siehe da, jedes Theilstück entwickelt sich in derselben Weise weiter, wie das ganze Ei sich entwickelt haben würde: nach Ablauf des Furchungsprocesses entsteht eine normale Keim-

blase, aus dieser eine Gastrula und aus dieser die folgenden Embryonalformen, die, abgesehen von ihrer entsprechend geringeren Grösse, vollkommen den einzelnen Entwicklungsstadien des ganzen Eies gleichen. So zeigt uns Figur 53 vier nur durch ihre Grösse unterschiedene Gastrulae von Amphioxus. Von ihnen hat *A* aus einem ganzen Ei, *B* aus einer durch Schütteln getrennten Hälfte des Zweizellenstadiums, *C* aus einem Viertelstück und *D* sogar aus einem Achtelstück des ganzen Eies seinen Ursprung genommen.

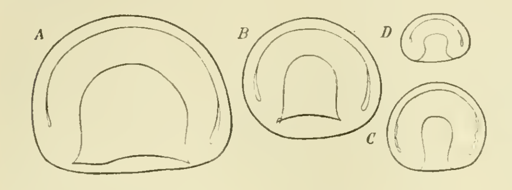


Fig. 53. **Normale und Theilgastrulae von Amphioxus** nach Wilson. *A* aus dem ganzen Ei; *B* aus einer einzigen, künstlich isolirten Zelle des zweigetheilten, *C* des viergetheilten, *D* des achtgetheilten Eies gezüchtete Gastrula.

Zuweilen kommt es auch vor, dass durch das Schütteln die Theilstücke nicht vollkommen von einander isolirt werden. Aus solchen Eiern gehen dann Doppel- und Mehrfachmissbildungen, das heisst, zwei oder drei Embryonen hervor, welche an dieser oder jener Stelle ihrer Körper bald in grösserer bald in geringerer Ausdehnung wie die bekannten siamesischen Zwillinge zusammenhängen.

Aehnliche Resultate haben, zum Theil auf einem abweichenden Wege, Oscar Schultze an zweigetheilten Froscheiern, Driesch an Eiern von Ascidien und Raf. Zoja an Eiern von Medusen und Sagitten erhalten.

Aus der zweiten Reihe der Experimente, welche sich an die zuerst mitgetheilte Reihe theils bestätigend, theils noch weiter ergänzend anschliesst, lässt sich die für die thierische Formbildung sehr wichtige Schlussfolgerung ziehen:

Die ersten aus dem Ei durch Theilung entstandenen Zellen besitzen nicht nur die Fähigkeit, sich zu einem Theile des Embryos umzuwandeln, wie es bei dem normalen Verlauf der Entwicklung geschieht, sondern jede trägt gleichzeitig auch noch die Anlage zum Ganzen in sich. Ob sich eine Furchungszelle nur zu einem Theil eines Embryo oder für sich allein zu einem ganzen Embryo entwickelt, hängt lediglich von gewissen äusseren Bedingungen ab, nämlich lediglich davon, ob sich eine Furchungszelle unter dem Einfluss von anderen Furchungszellen befindet, mit denen sie zu einem zusammengesetzten Ganzen vereint ist, oder ob sich die Furchungszelle, vom Ganzen abgelöst, für sich allein entwickelt.

Geschichte des Furchungsprocesses.

Die Erforschung und das richtige Verständniss des Furchungsprocesses hat mannigfache Schwierigkeiten zu überwinden gehabt. Eine umfangreiche Literatur hat sich über diesen Gegenstand gebildet. Wir beschränken uns darauf, auf die wichtigsten Entdeckungen und auf die Hauptfragen, welche zur Discussion kamen, hinzuweisen.

Die ersten Beobachtungen des Furchungsprocesses wurden am Froschei gemacht. Von kurzen Angaben Swammerdam's und Rösel v. Rosenhof's

abgesehen, haben PREVOST und DUMAS im Jahre 1824 beschrieben, wie am Ei des Frosches in gesetzmässiger Weise Furchen entstehen, welche nach und nach die ganze Oberfläche in immer kleiner werdende Felder zerlegen. Die französischen Forscher liessen die Furchen auf die Oberfläche des Eies beschränkt sein. Doch schon wenige Jahre später erkannten RUSCONI (1826) und C. E. v. BAER, dass den an der Oberfläche sichtbaren Furchen Spalten entsprechen, welche durch die ganze Dottermasse hindurchgehen und sie in einzelne Stücke zerlegen. BAER bezeichnete schon richtig den ganzen Furchungsprocess, in welchem er die erste Regung des Lebens erblickte, als Selbsttheilung der Eizelle, verliess aber diesen richtigen Pfad wieder, indem er die Bedeutung der Theilungen darin suchte, dass „alle Dottermassen dem Einflusse der flüssigen und flüchtigen Bestandtheile des befruchtenden Stoffes ausgesetzt werden".

In den nächsten Decennien folgten zahlreiche Entdeckungen des Furchungsprocesses an anderen Objecten. Auch lernte man jetzt die partielle Furchung kennen. Nachdem RUSCONI und VOGT sie schon an Fischeiern gesehen, gab KÖLLIKER die erste genaue Beschreibung derselben vom Ei der Cephalopoden im Jahre 1844, vier Jahre später COSTE vom Hühnerei.

Die Frage nach der Bedeutung des Furchungsprocesses hat die Forscher lebhaft beschäftigt und zu vielen Controversen Veranlassung gegeben. In eine bestimmte Richtung wurde die Discussion erst mit Begründung der Zellentheorie gelenkt. Es galt, sich darüber klar zu werden, ob und in welcher Weise die Furchung ein Zellenbildungsprocess ist. SCHWANN selbst hat zu dieser Frage, obwohl schon mehrere Beobachtungen über Eitheilung vorlagen, keine feste Stellung genommen. Die Ansichten anderer Forscher gingen Jahrzehnte lang auseinander. Man war uneins darüber, ob das Ei oder das Keimbläschen eine Zelle sei, ob die bei der Furchung entstehenden Theilstücke ein Membran besässen oder nicht, und ob man in ihnen Zellen erblicken dürfe oder nicht. In der älteren Literatur finden wir das Keimbläschen und die Kerne der Furchungskugeln vielfach als Embryonalzellen und die umgebende Dottermasse als Umhüllungskugel bezeichnet. Sehr erschwert wurde das Verständniss des Furchungsprocesses auch durch die von SCHWANN begründete, falsche Lehre von der freien Zellbildung aus einem organischen Grundstoff, dem Cytoblastem. Es blieb längere Zeit eine Streitfrage, ob die Gewebszellen des fertigen Organismus directe Abkömmlinge der Furchungskugeln oder später durch freie Zellbildung aus Cytoblastem entstanden seien. Nachdem auf botanischem Gebiete NAEGELI den richtigen Weg eingeschlagen hatte, ist es vor allen Dingen das Verdienst von KÖLLIKER, REICHERT, REMAK und LEYDIG gewesen, das Verständniss der Furchung angebahnt und gezeigt zu haben, dass eine freie Zellenbildung nicht stattfindet, sondern alle Elementartheile in ununterbrochener Folge aus der Eizelle durch Theilung hervorgehen.

Was die verschiedenen Arten der Furchung betrifft, so bezeichnete KÖLLIKER sie als totale und partielle. Einen erschöpfenderen Ueberblick über dieselben hat VAN BENEDEN in seiner Untersuchung über die Zusammensetzung und Bedeutung des Eies gegeben und hierbei auch in lichtvoller Weise die Bedeutung der Reservestoffe für die verschiedenen Arten der Furchung auseinandergesetzt. Die von VAN BENEDEN unterschiedenen Kategorieen der Furchung hat darauf HAECKEL wesentlich vereinfacht und hat in der Anthropogenie und in seiner Schrift „Die Gastrula und die Eifurchung" das Furchungsschema aufgestellt, das auch unserer Darstellung zu Grunde gelegt ist, und nach welchem die totale Furchung in

eine äquale und inäquale und die partielle in eine discoidale und superficiale zerfällt. Zugleich hat HAECKEL auch die verschiedenen Furchungsarten von einander abzuleiten gesucht, wobei er auf die wichtige Rolle des Nahrungsdotters die Aufmerksamkeit lenkte.

Noch mehr als die äusseren Furchungserscheinungen haben sich die Vorgänge, die sich im Innern des Dotters abspielen, der Beobachtung und einer richtigen Beurtheilung entzogen, so dass wir erst in jüngster Zeit einen befriedigenden Einblick in dieselben gewonnen haben. Zwar hat die Frage, welche Rolle der Kern bei der Furchung spielt, die Forscher unausgesetzt beschäftigt, doch ohne eine Lösung zu finden. Jahrzehnte lang standen sich in der Literatur zwei Ansichten gegenüber, von denen bald die eine, bald die andere zeitweilig zu einer grösseren Allgemeingeltung gelangt ist. Nach der einen Ansicht, welche von den Botanikern fast allgemein angenommen war und auf zoologischem Gebiet hauptsächlich durch REICHERT und zuletzt noch durch AUERBACH verfochten wurde, soll der Kern vor jeder Theilung verschwinden und sich auflösen, um sich darauf in jedem Tochtersegment wieder von Neuem zu bilden; nach der anderen Ansicht dagegen soll der Kern sich n i c h t auflösen, vielmehr sich einschnüren, bisquitförmig werden, in zwei Hälften zerfallen und hierdurch die Zelltheilung veranlassen. So lehrten namentlich Zoologen und Anatomen, wie C. E. v. BAER, JOH. MÜLLER, KÖLLIKER, LEYDIG, GEGENBAUR, HAECKEL, VAN BENEDEN etc., gestützt auf Erfahrungen, die sie an durchsichtigen Eiern niederer Thiere gemacht hatten.

Licht fiel in die strittige Frage erst von dem Augenblick an, als geeignete Objecte unter Zuhilfenahme stärkerer Vergrösserungen und vor allen Dingen unter Anwendung der modernen Präparationsmethoden (Reagentien und Tinctionen) untersucht wurden.

Einen bemerkenswerthen Fortschritt bezeichnen die Arbeiten von FOL, FLEMMING, SCHNEIDER und AUERBACH über die Theilung von Eiern verschiedener Thiere. Zwar lassen sie noch den Kern sich bei der Furchung auflösen, aber sie geben eine genaue und zutreffende Beschreibung der so auffälligen Strahlungen, die beim Unsichtbarwerden des Kerns im Dotter entstehen, und in deren Bereich alsbald während der Einschnürung die Tochterkerne sichtbar werden[1]). SCHNEIDER beobachtete Theile des Spindelstadiums.

Bald darauf wurde ein genauer Einblick in die complicirten und eigenthümlichen Kernveränderungen durch drei Untersuchungen gewonnen, die unabhängig und gleichzeitig entstanden, an verschiedenen Objecten vorgenommen waren und kurze Zeit nacheinander von BÜTSCHLI, STRASBURGER und mir veröffentlicht wurden. Durch sie wurde entgültig festgestellt, dass keine Kernauflösung, sondern eine Kernmetamorphose, wie sie oben beschrieben worden ist, bei der Theilung stattfindet. Indem ich gleichzeitig bewies, dass auch der Eikern keine Neubildung ist, sondern von Theilen des Keimbläschens abstammt, ergab sich der w i c h t i g e L e h r s a t z, d a s s, w i e a l l e Z e l l e n, s o a u c h a l l e K e r n e d e s t h i e r i s c h e n O r g a n i s m u s v o n d e r E i z e l l e u n d i h r e m K e r n i n u n u n t e r b r o c h e n e r F o l g e a b z u l e i t e n s i n d. (Omnis cellula e cellula, omnis nucleus e

---

[1]) Strahlenbildungen waren schon früher im Dotter, aber in einer unvollkommenen Weise von verschiedenen Seiten beobachtet worden (von GRUBE bei Hirudineen, DERBES und MEISSNER beim Seeigel, GEGENBAUR bei Sagitta, KROHN, KOWALEVSKY und KUPFFER bei Ascidien, LEUCKART bei Nematoden, BALBIANI bei Spinnen, OELLACHER bei der Forelle.

nucleo.) Durch diese Arbeiten wurde zum ersten Male ein Kern- und Zelltheilungsschema gegeben, das sich seitdem im Wesentlichen als richtig herausgestellt hat, wenn es auch in mehreren Punkten wichtige Verbesserungen und Ergänzungen durch Fol, Flemming, van Beneden und Rabl erfahren hat.

Fol veröffentlichte eine ausgedehnte, monographische Untersuchung des Furchungsprocesses, den er bei vielen wirbellosen Thieren beobachtet hatte. Flemming, der von der Kerntheilung in Gewebszellen ausging, unterschied mit grösserer Schärfe an der Kernfigur den achromatischen und den chromatischen Theil, die sich nicht färbenden Spindelfasern und die ihnen oberflächlich aufliegenden, gefärbten Kernfäden und Kernschleifen. An letzteren machte er die interessante Entdeckung, dass sie sich der Länge nach spalten. Auf diese eigenthümliche Erscheinung fiel bald darauf Licht, als Heuser, van Beneden, Guignard und Rabl unabhängig von einander fanden, dass die Hälften der gespaltenen Fäden nach den Kernpolen auseinanderrücken und die Grundlage der Tochterkerne abgeben. van Beneden machte hierbei noch am Ei von Ascaris megalocephala die wichtige Wahrnehmung, dass von den 4 chromatischen Schleifen, die constant am Furchungskern zu zählen sind, zwei von der chromatischen Substanz des Eikerns abstammen, und dass bei der Theilung in Folge der Längsspaltung jeder Tochterkern zwei männliche und zwei weibliche Kernschleifen empfängt. Ausserdem sind über den Furchungsprocess noch mehrere verdienstliche Arbeiten von Nussbaum, Rabl, Carnoy, Boveri, Platner etc. erschienen.

Im Jahre 1883 suchte Pflüger durch interessante Experimente darzuthun, dass die Schwerkraft einen richtenden Einfluss auf die Stellung der Theilungsebenen ausübt. Born, Roux und ich dagegen glaubten die Theilungen aus der Organisation der Eizelle selbst erklären zu können. In meiner Schrift: „Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen?“ erblickte ich die Ursachen, welche die verschiedene Richtung der Theilungsebenen veranlassen, 1) in der Vertheilung des leichteren Eiplasma und des schwereren Dottermaterials, und 2) in dem Einfluss, welchen die räumliche Anordnung des Eiplasma auf die Stellung der Kernspindel und die Stellung der Kernspindel wieder auf die Richtung der Theilungsebene ausübt. Die auf Seite 73—80 mitgetheilten Experimente haben zu einer literarischen Fehde geführt, in welcher Grundfragen der allgemeinen Entwicklungslehre von entgegengesetzten Standpunkten aus besprochen worden sind. Man vergleiche hierüber die in der Literatur zum dritten Capitel unter II aufgeführten Schriften.

Zusammenfassung.

1) Beim Furchungsprocess sind die inneren und die äusseren Furchungserscheinungen zu unterscheiden.

2) Die inneren Furchungserscheinungen äussern sich in Veränderungen

a) des Kerns,

b) des Protoplasmas.

3) Der in Theilung begriffene Kern besteht aus einer achromatischen und einer chromatischen Kernfigur. Die achromatische Figur ist eine aus mehreren Fasern zusammengesetzte Spindel. Die chromatische Figur wird aus V-förmig gebogenen Kernsegmenten (Chromosomen)

gebildet, welche der Mitte der Spindel von aussen aufliegen. An den beiden Enden der Spindel findet sich ein besonderes Centralkörperchen.

4) Die Theilung des Kerns vollzieht sich in der Weise, dass die Kernfäden sich der Länge nach spalten, und dass ihre Theilproducte in entgegengesetzter Richtung nach den Spindelenden auseinanderweichen und hier wieder in die Bildung eines bläschenförmigen Tochterkerns übergehen.

5) Um die Spindelenden ordnet sich das Protoplasma in Fäden zu einer Strahlenfigur (einem Aster) an, so dass eine Doppelstrahlung oder ein Amphiaster in dem Ei entsteht.

6) Die äusseren Furchungserscheinungen bestehen in der Zerlegung des Eiinhalts in einzelne der Anzahl der Tochterkerne entsprechende Stücke. Sie zeigen verschiedene Modificationen, die von der Anordnung und Vertheilung des Eiplasma und des Dottermaterials abhängig sind, wie sich aus folgendem Furchungsschema ergiebt.

Schema der verschiedenen Arten des Furchungsprocesses.

I. Totale Furchung. (Holoblastische Eier.)

Die meist kleinen Eier enthalten eine geringe oder mässige Menge von Reservestoffen und zerfallen vollständig in Tochterzellen.

1. Aequale Furchung.

Sie findet sich bei Eiern mit geringem und gleichmässig vertheiltem Dottermaterial (alecithal). Durch den Furchungsprocess entstehen im ganzen gleich grosse Theilstücke (Amphioxus, Säugethiere).

2. Inäquale Furchung.

Sie tritt bei Eiern ein, bei denen reichlicher entwickeltes Dottermaterial ungleichmässig vertheilt und nach dem vegetativen Eipole zu concentrirt, der Furchungskern aber dem animalen, protoplasmareicheren Pole genähert ist. Meist erst vom dritten Theilungsact an werden die Segmente von ungleicher Grösse (Cyclostomen, Amphibien).

II. Partielle Furchung. (Meroblastische Eier.)

Die oft sehr grossen Eier enthalten gewöhnlich beträchtliche Mengen von Dottermaterial. In Folge der ungleichen Vertheilung desselben sondert sich der Eiinhalt in einen Bildungsdotter, an dem sich der Furchungsprocess allein vollzieht, und in einen Nahrungsdotter, der ungetheilt bleibt und während der Embryonalentwicklung zum Wachsthum der Organe aufgebraucht wird.

1. Discoidale Furchung.

Sie tritt bei Eiern mit polständigem Nahrungsdotter ein. Der Furchungsprocess bleibt auf den am animalen Pole angesammelten Bildungsdotter beschränkt, der die Form einer Scheibe hat. Es entsteht daher auch eine Zellenscheibe (Fische, Reptilien, Vögel).

2. Superficiale Furchung.

Sie findet sich bei Eiern mit mittelständigem Nahrungsdotter. In typischen Fällen theilt sich allein der in der Mitte des Eies gelegene

Kern zu wiederholten Malen. Die so entstehenden, zahlreichen Tochterkerne rücken in die den centralen Nahrungsdotter einhüllende Protoplasmarinde, die darauf in so viele Stücke zerfällt, als Kerne in ihr liegen. Es entsteht eine Keimhaut (Arthropoden).

---

7) Eier mit totaler Furchung werden als holoblastische, Eier mit partieller Furchung als meroblastische bezeichnet.

8) Die Richtung und Stellung der ersten Theilungsebenen ist eine streng gesetzmässige, in der Organisation der Zelle begründete; sie wird durch folgende 3 Momente bestimmt:

Erstes Moment. Die Theilungsebene halbirt stets rechtwinklig die Achse des sich zur Theilung anschickenden Kerns.

Zweites Moment. Die Lage der Kernachse während der Theilung steht in einem Abhängigkeitsverhältniss zur Form und Differenzirung des umhüllenden Protoplasma.

In einer Protoplasmakugel kann die Achse der central gelagerten Kernspindel in der Richtung eines jeden Radius liegen, in einem eiförmigen Protoplasmakörper dagegen nur in dem längsten Durchmesser. In einer kreisrunden Scheibe liegt die Kernachse parallel zur Oberfläche in einem beliebigen Durchmesser des Kreises, in einer ovalen Scheibe dagegen nur wieder im längsten Durchmesser.

Drittes Moment. Bei inäqual sich furchenden Eiern, die wegen ihres ungleichmässig vertheilten und polständigen Dottermaterials geocentrisch sind und daher eine bestimmte Gleichgewichtslage einnehmen, müssen die beiden ersten Theilungsebenen verticale und die dritte Theilungsebene eine horizontale, oberhalb des Aequators der Eikugel gelegene sein.

Literatur.

Ausser den schon im zweiten Capitel aufgeführten Schriften siehe:

I.

C. E. v. Baer. *Die Metamorphose des Eies der Batrachier. Müller's Archiv 1834.*

G. Born. *Ueber die Furchung des Eies bei Doppelbildungen. Breslauer ärztl. Zeitschrift. 1887. Nr. 15.*

Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés 1847—1859.*

Flemming. *Ueber die ersten Entwicklungserscheinungen am Ei der Teichmuschel. Archiv f. mikr. Anat. Bd. X.*

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Zelle und ihrer Lebenserscheinungen. 1878.

Derselbe. Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXIX.

H. Fol. *Die erste Entwicklung des Geryonideneies. Jenaische Zeitschr. Vol. VII. 1873.*

Derselbe. Sur le développement des Ptéropodes. Archives de zoologie expérimentale et générale. Vol. IV et V. 1875—76.

Gasser. *Eierstocksei u. Eileiterei des Vogels. Marburger Sitzungsbericht. 1884.*

E. Haeckel. *Die Gastrula u. Eifurchung. Jenaische Zeitschrift. Vol. IX. 1875.*

Walter Heape. *The development of the mole, the ovarian ovum and segmentation of the ovum. Quarterly Journal of microscopical science. New Ser. Vol. XXVI. p. 157—174. Vol. XXVII. p. 123—165.*

Kionka. *Die Furchung des Hühnereies. Anat. Hefte. Bd. 3. Heft 3.*

Kölliker. *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden. 1844.*

Fr. Leydig. *Die Dotterfurchung nach ihrem Vorkommen in d. Thierwelt und nach ihrer Bedeutung. Oken Isis 1848.*

Prevost *u.* **Dumas.** *Ann. des scienc. nat. T. II.*

Rabl. *Ueber Zelltheilung. Morphol. Jahrb. Bd. X.*

A. Rauber. *Furchung u. Achsenbildung bei Wirbelthieren. Zoologischer Anzeiger 1883. S. 461.*

A. Rauber. *Schwerkraftversuche an Forelleneiern. Berichte der Naturforsch. Gesellschaft zu Leipzig. 1884.*

Reichert. *Der Furchungsprocess und die sogenannte Zellenbildung um Inhaltsportionen. Müller's Archiv 1846.*

Remak. *Comptes rendus 1852. T. XXXV.*

Rusconi. *Sur le développement de la grenouille. Milan 1826.*

W. Salensky. *Befruchtung und Furchung des Sterlet-Eies. Zoologischer Anz. Nr. 11. 1878.*

Sarasin. *Reifung u. Furchung des Reptilieneies. Arbeiten aus d. zool. Inst. in Würzburg. Bd. VI.*

Schneider. *Untersuchungen über Plathelminthen. Jahrb. d. Oberhess. Gesellsch. f. Natur- u. Heilkunde. 1873.*

Max Schultze. *De ovorum ranarum segmentatione, quae Furchungsprocess dicitur. Bonn 1863.*

Strasburger. *Zellbildung und Zelltheilung. 3. Aufl. Jena 1875.*

II.

G. Born. *Ueber den Einfluss der Schwere auf das Froschei. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 24.*

Derselbe. Ueber Druckversuche an Froscheiern. Anatom. Anz. Jahrg. 8. S. 609.

Chabry. *Contribution à l'embryologie normale et tératologique des Ascidies simples. Journ. de l'anat. et de phys. 1887.*

Driesch. *Entwicklungsmechanische Studien I—VI. Zeitschrift f. wissenschaftliche Zool. Bd. 53, 55.*

Derselbe. Zur Verlagerung der Blastomeren des Echinideneies. Anatom. Anz. 1893.

Derselbe. Von der Entwicklungsgeschichte einzelner Ascidienblastomeren. Arch. f. Entwicklungsmechanik Bd. I.

V. Ebner. *Die äussere Furchung des Tritoneies u. ihre Beziehung zu den Hauptrichtungen des Embryo. Jena 1893. Festschr. f. Alex. Rollett.*

Oscar Hertwig. *Welchen Einfluss übt die Schwerkraft auf die Theilung der Zellen? Jena 1884.*

Derselbe. Ueber den Werth der ersten Furchungszellen für die Organbildung des Embryo. Experiment. Studien am Frosch- u. Tritonei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 42.

Derselbe. Die Tragweite der Zellentheorie. Die Aula. Wochenblatt f. die akad. Welt. 1895. I. Jahrg. Nr. 2 u. 3.

Morgan *and* **Tsuda.** *The orientation of the frog egg. The quarterly journal of microsc. science. N. S. N. 139. V. 35.*

Morgan. *Studies of the partial larvae of Sphaerechinus. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. II.*

E. Pflüger. *Ueber den Einfluss der Schwerkraft auf die Theilung der Zellen. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. XXXI. 1883.*

Derselbe. 2. Abhandlung. Bd. XXXII. 1883.

Roux. *Ueber die Zeit der Bestimmung der Hauptrichtungen des Froschembryo. Leipzig 1883.*

Derselbe. Ueber die Bedeutung der Korntheilungsfiguren. Leipzig 1883.

Derselbe. Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Nr. 4. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIX.

Derselbe. Die Entwicklungsmechanik der Organismen, eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. 1890.

Derselbe. Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln, sowie über die Nachentwicklung (Postgeneration) der fehlenden Körperhälfte. Virchows Archiv. Bd. 114. 1888.

Derselbe. Ueber das entwicklungsmechanische Vermögen jeder der beiden ersten Furchungszellen des Eies. Verhandl. der anat. Gesellsch. Wien 1892.

Derselbe. Ueber Mosaikarbeit u. neuere Entwicklungshypothesen. Merkel und Bonnet. Anatomische Hefte. 1893.

Schultze. *Die künstliche Erzeugung von Doppelbildungen bei Froschlarven mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung. Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. I.*

Wilson. *On multiple and partial development in Amphioxus. Anatom. Anz. 1892.*

Derselbe. Amphioxus and the mosaik theory. Journal of morphology. 1893.

Ziegler. *Ueber Furchung unter Pressung. Verhandl. d. anat. Gesellsch. 1894. p. 117.*

Raffaello Zoja. *Sullo sviluppo dei blastomeri isolati delle uove di alcune meduse (e di altri organismi). Arch. f. Entwicklungsmechanik. Bd. I u. II.*

VIERTES CAPITEL.

Allgemeine Besprechung der Entwicklungsprincipien.

Die bisher betrachteten embryonalen Vorgänge hat ein einfaches Princip ausschliesslich beherrscht. Einzig und allein durch die Substanzzerklüftung des Eies oder durch Zelltheilung ist der ursprünglich einfache Elementarorganismus in einen Zellenstaat umgewandelt worden. Derselbe zeigt eine denkbar einfachste Form, indem er eine Hohlkugel darstellt, deren Wand aus einer oder aus mehreren Schichten von Epithelzellen aufgebaut ist. Um aus diesem einfachen Organismus complicirtere Formen mit ungleichartigen Organen zu erzeugen, wie die ausgebildeten Thiere sind, reicht das Princip der Zelltheilung nicht aus; weitere Fortschritte in der Entwicklung können von jetzt ab nur dadurch herbeigeführt werden, dass noch zwei andere gleichfalls sehr einfache Principien in Wirksamkeit treten, nämlich das Princip des ungleichen Wachsthums einer Zellmembran, und das Princip der Arbeitstheilung und der damit in Zusammenhang stehenden, histologischen Differenzirung.

Fassen wir zunächst das **Princip des ungleichen Wachsthums** näher in das Auge. Wenn in einer Zellenmembran die einzelnen Elementartheile sich gleichmässig zu theilen fortfahren, so wird entweder eine Verdickung oder eine Grössenzunahme der Membran in der Fläche die Folge davon sein. Das erstere tritt ein, wenn die Theilungsebenen der Zellen der Oberfläche der Membran gleich gerichtet sind, das letztere, wenn sie vertical zu ihr stehen. Bei der Grössenzunahme in der Fläche werden die ursprünglich vorhandenen Zellen durch das Einschieben neuer Tochterzellen gleichmässig und allmählich auseinandergedrängt, da sie ja weich und dehnbar und nur durch eine weiche Kittsubstanz verbunden sind. Nehmen wir nun an, dass ein solches Wachsthum bei der Keimblase während ihrer weiteren Entwicklung allein stattfände, so könnte nichts Anderes aus ihr entstehen, als eine nur immer grösser und dicker werdende Hohlkugel von Zellen.

Anders gestaltet sich die Wirkung eines ungleichen Flächenwachsthums. Wenn in der Mitte einer Membran eine Zellengruppe allein sich zu wiederholten Malen in kurzer Zeit durch verticale Ebenen theilt, so wird sie plötzlich eine viel grössere Oberfläche für sich in Anspruch nehmen müssen und wird in Folge dessen einen energischen Wachsthumsdruck auf die Zellen der Umgebung ausüben und sie auseinanderzudrängen versuchen. In diesem Falle aber wird ein Auseinander-

weichen der benachbarten Zellen, wie beim langsamen und gleichmässig vertheilten, interstitiellen Wachsthum nicht möglich sein; denn es wird die sich passiv verhaltende Umgebung gleichsam einen festen Rahmen, wie His sich ausgedrückt hat, um den sich dehnenden Theil bilden, der in Folge beschleunigten Wachsthums eine grössere Oberfläche für sich beansprucht. Er muss sich mithin in anderer Weise Platz schaffen und seine Oberfläche dadurch vergrössern, dass er aus dem Niveau des passiven Theils nach der einen oder anderen Richtung heraustritt und eine Falte hervorruft. Letztere wird sich noch weiter vergrössern und über das ursprüngliche Niveau weiter erheben, wenn die lebhafteren Zelltheilungsprocesse in ihr andauern. So ist jetzt durch ungleiches Wachsthum aus der ursprünglich gleichartigen Zellenmembran ein neuer, für sich unterscheidbarer Theil oder ein besonderes Organ entstanden.

Wenn die sich einfaltende Membran, wie es bei der Keimblase der Fall ist, einen Hohlraum umschliesst, so sind bei der Faltenbildung zwei Fälle denkbar. Erstens kann sich die Membran in das Innere des Körpers hineinfalten, welchen Vorgang man in der Entwicklungsgeschichte als Invagination oder Einfaltung bezeichnet. Zweitens kann durch Ausstülpung eine Falte entstehen, welche über die Oberfläche des Körpers frei hervorragt.

Im ersten Falle sind im Einzelnen zahlreiche Variationen möglich, so dass die verschiedenartigsten Organe, wie z. B. die Drüsen des thierischen Körpers, Theile von Sinnesorganen, das Centralnervensystem u. s. w. gebildet werden.

Bei der Entstehung der Drüsen stülpt sich ein kleiner, kreisförmig umschriebener Theil einer Zellenmembran in das Innere des Körpers in das unterliegende Gewebe als ein Hohlcylinder (Fig. 54 1. 4) hinein und kann durch fortgesetztes Wachsthum eine bedeutende Länge erreichen. Hierbei geht die Einstülpung entweder in die tubulöse oder in die alveoläre Drüsenform (Flemming) über. Besitzt der Drüsenschlauch vom Ursprung bis zum blinden Ende nahezu gleichmässige Dimensionen, so erhalten wir die einfache tubulöse oder röhrenförmige Drüse (Fig. 54 1) (die Schweissdrüsen der Haut, Lieberkühn'sche Drüsen des Darms). Von ihr unterscheidet sich die alveoläre Drüsenform dadurch, dass der eingestülpte Schlauch nicht gleichmässig weiterwächst, sondern sich an seinem Ende etwas (*db*) ausweitet (Fig. 54 5), während der Anfangstheil eng und röhrenförmig bleibt und als Ausführungsgang (*a*) dient. Complicirtere Drüsenformen treten in die Erscheinung, wenn am einfachen Drüsenschlauch sich dieselben Processe, welchen er seine Entstehung verdankt, wiederholen, wenn

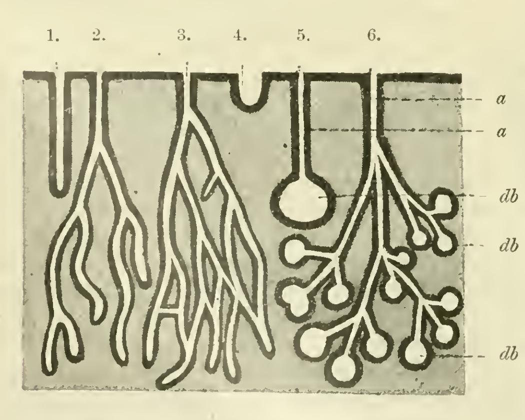


Fig. 54. **Schema der Drüsenbildung.**
1. Einfache tubulöse Drüse, 2. verzweigte tubulöse Drüse, 3. verzweigte tubulöse Drüse mit netzförmigen Verbindungen; 4. u. 5. einfache alveoläre Drüse, *a* Ausführgang, *db* Drüsenbläschen; 6. verzweigte alveoläre Drüse.

an einer kleinen Stelle desselben abermals ein lebhafteres Wachsthum stattfindet und eine Partie sich als Seitenschlauch vom Hauptschlauch abzusetzen beginnt (Fig. 54 2. 6). Indem derartige Ausstülpungsvorgänge sich vielmals wiederholen, kann die ursprünglich einfache Drüsenröhre die Gestalt eines vielverzweigten Baumes gewinnen, an welchem wir den zuerst gebildeten Theil als Stamm und die durch Sprossung an ihm hervorgewachsenen Theile je nach ihrem Alter und der dem Alter entsprechenden Stärke als Haupt- und Nebenzweige erster, zweiter, dritter und vierter Ordnung unterscheiden. Je nachdem nun hier die hervorsprossenden Seitenschläuche röhrenförmig bleiben oder sich wieder am Endabschnitt ausweiten, entsteht die zusammengesetzte, tubulöse Drüse (Fig. 54 2) (Nieren, Hoden, Leber), oder die zusammengesetzte alveoläre Drüse (Fig. 54 6) (Talgdrüsen der Haut, Lungen etc.).

Wieder andere Formen nimmt der sich einstülpende Theil einer ursprünglich glatt ausgebreiteten Membran bei der Bildung von Sinnesorganen und vom Centralnervensystem an. Der die Nervenendigung tragende Theil des Gehörorgans zum Beispiel oder das häutige Labyrinth entwickelt sich aus einer kleinen Strecke der Körperoberfläche, die, indem sie eine besondere Wachsthumsenergie erhält, sich zu einer kleinen Grube einsenkt (Fig. 55). Die Ränder des Hörgrübchens wachsen hierauf mehr und mehr einander entgegen, so dass sich ein Säckchen bildet, das nur noch durch eine enge Oeffnung an der Körperoberfläche ausmündet (Fig. 55 *a*). Schliesslich wächst auch noch die enge Oeffnung zu. Aus dem Hörgrübchen ist ein allseitig geschlossenes Hörbläschen (*b*) entstanden, das sich hierauf von seinem Mutterboden, dem Epithel der Körperoberfläche, ganz ablöst. Später gewinnt es noch ebenfalls nur durch ungleiches Wachsthum einzelner Abschnitte, durch Einschnürungen und verschiedenartige Ausstülpungen eine so ausserordentlich complicirte Gestalt, dass es den Namen des häutigen Labyrinthes mit Fug und Recht erhalten hat, wie in einem anderen Capitel ausführlich gezeigt werden wird.

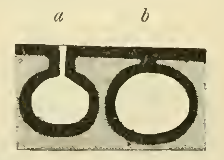


Fig. 55. **Schema der Bildung des Hörbläschens.**
a Hörgrübchen, *b* Hörbläschen, das durch Abschnürung entstanden ist und mit dem äusseren Keimblatt noch durch einen soliden Epithelstiel zusammenhängt.

Als letztes Beispiel einer Einstülpung möge die Entwicklung des Centralnervensystems dienen. Rückenmark und Gehirn nehmen frühzeitig ihren Ursprung aus der epithelialen Zellschicht, welche die äussere Oberfläche des embryonalen Körpers begrenzt. Ein in der Längsachse und am Rücken gelegener schmaler Streifen verdickt sich und wird von dem dünneren Theil des Epithels, welcher die Epidermis liefert, als Medullarplatte unterschieden (Fig. 56 *A*, *mp*). Indem die Platte rascher wächst als ihre Umgebung, krümmt sie sich zu einer erst flachen Rinne, der Medullarfurche, ein. Die Rinne vertieft sich bei weiterer Substanzzunahme. Hierbei erheben sich die Ränder (Fig. 56 *B*, *mf*), mit welchen die gekrümmte Medullarplatte in den dünneren Theil der Zellenmembran übergeht, über die Umgebung ein wenig empor und werden zu den sogenannten Medullarfalten. Später wachsen diese einander entgegen und legen sich so zusammen, dass die Furche zu

einer Röhre wird, die durch einen engen Längsspalt vorübergehend noch nach aussen geöffnet ist. Schliesslich schwindet auch dieser Spalt (Fig. 56 *C*), die Ränder der Falten verwachsen ganz; das geschlossene Medullarrohr (*n*) löst sich hierbei wie das Hörbläschen längs der Verwachsungsstelle oder Naht von der Zellenmembran, von der es ursprünglich ein Bestandtheil gewesen ist, vollständig ab und wird zu einem ganz selbständigen Organ (*n*).

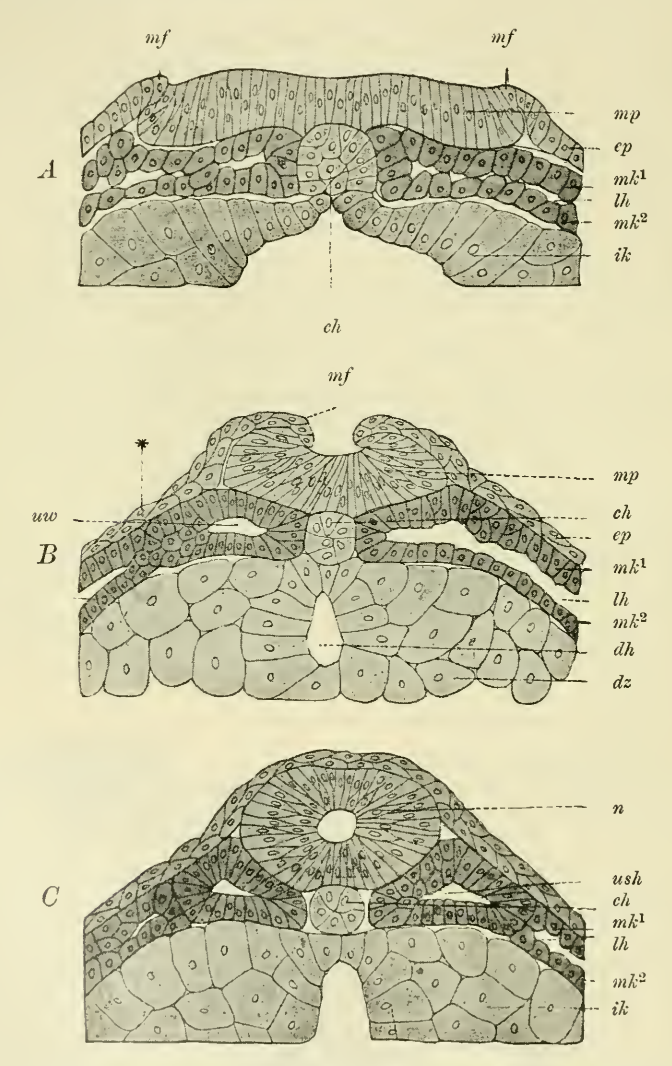


Fig. 56. **Querschnitt durch die Rückenhälfte von 3 Tritonlarven.**
A Querschnitt durch ein Ei, an welchem die Medullarfalten *mf* hervorzutreten beginnen.
B Querschnitt durch ein Ei, dessen Medullarfurche dem Verschluss nahe ist.
C Querschnitt durch ein Ei mit geschlossenem Nervenrohr und wohlentwickelten Ursegmenten. *mf* Medullarfalten, *mp* Medullarplatte, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *ep* Epidermis oder Hornblatt, *mk* mittleres Keimblatt, mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt, *ik* inneres Keimblatt, *ush* Ursegmenthöhle.

Betrachten wir jetzt noch etwas näher den Mechanismus der Verwachsung und der Ablösung des Nervenrohres.

Die beiden Medullarfalten setzen sich aus zwei Blättern zusammen, die am Faltenrand in einander umbiegen, aus der dickeren, die Rinne oder das Rohr begrenzenden Medullarplatte (*mp*) und aus dem dünneren, nach aussen gelegenen Hornblatt (*ep*). Wenn sich nun die Falten an einander legen, verschmelzen sie nicht nur längs einer schmalen Kante, sondern in so breiter Ausdehnung, dass sich Hornblatt mit Hornblatt und die Ränder der Medullarplatte unter einander verbinden. Das so entstandene Medullarrohr und das darüber hinweg ziehende, geschlossene Hornblatt hängen noch längs der Verwachsungsnaht durch eine intermediäre Zellenmasse zusammen. Bald aber findet längs derselben eine Trennung statt, indem der intermediäre Substanzstreifen immer schmäler wird und ein Theil von ihm sich dem Hornblatt, ein Theil dem Medullarrohr anschliesst. So greifen bei der Nahtbildung Verschmelzungs- und Trennungsprocesse fast gleichzeitig in einander, ein Vorgang, der auch bei anderen Einstülpungen sich vielfach wiederholt, wie bei der Abschnürung des Gehörbläschens, des Linsensäckchens u. s. w.

Das selbständig gewordene Nervenrohr gliedert sich später noch in mannigfacher Weise durch Faltenbildung in Folge ungleichen Flächenwachsthums, namentlich in seinem vorderen erweiterten Abschnitt, der zum Gehirn wird. Aus diesem bilden sich durch vier Einschnürungen fünf hinter einander gelegene Hirnblasen, und von diesen ist wieder die vorderste, die zum Grosshirn mit seinen complicirten Furchen und Windungen erster, zweiter und dritter Ordnung wird, ein classisches Beispiel, wenn es zu zeigen gilt, wie durch den einfachen Process der Faltenbildung ein ausserordentlich reichgegliedertes Organ mit verwickelter Formbildung entstehen kann.

Neben der Einstülpung spielt bei der Formgebung des thierischen Körpers die zweite Art der Faltenbildung, die auf einem Ausstülpungsprocess beruht, eine nicht minder wichtige Rolle und bedingt nach aussen hervortretende Fortsätze der Körperoberfläche, welche ebenfalls verschiedene Formen annehmen können (Fig. 57). Bei Wucherung eines kleinen, kreisförmigen Bezirks einer Zellenmembran entstehen zapfenförmige Erhebungen, wie auf der Zungenschleimhaut die Papillen (*c*), oder im Dünndarm die feinen Zotten (*a*) (Villi intestinales), welche, sehr dicht an einander gelagert, eine sammtartige Beschaffenheit der Oberfläche der Darmschleimhaut verleihen. Wie die tubulösen Drüsenschläuche sich reichlich verästeln können, so entwickeln sich hie und da auch aus den einfachen Zotten Zottenbüschel, indem locale Wucherungen das Hervorsprossen von Seitenästen zweiter, dritter und vierter Ordnung veranlassen (Fig. 57 *b*). Wir erinnern an die äusseren Kiemenbüschel verschiedener Fisch- und Amphibienlarven, welche in der Halsgegend frei in das Wasser hineinragen, oder an die durch noch reichere

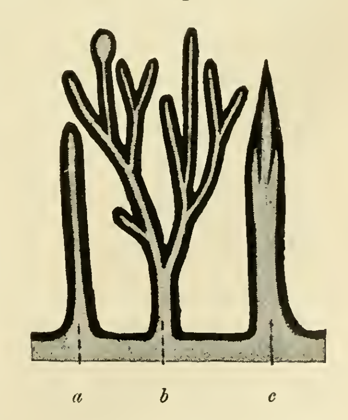


Fig. 57. Schema der Papillen- und Zottenbildung. *a* Einfache Papille, *b* verästelte Papille oder Zottenbüschel, *c* einfache Papille, deren Bindegewebsgrundstock in 3 Spitzen ausläuft.

Verzweigung ausgezeichneten Chorionzotten der Säugethiere. Auch die Extremitätenbildung ist auf solche nach aussen hervortretende Knospungsprocesse zurückzuführen.

Wenn die Wucherung der Membran längs einer Linie erfolgt, bilden sich mit dem freien Rande nach aussen gerichtete Kämme oder Falten wie am Dünndarm die KERKRING'schen Falten oder an den Kiemenbögen der Fische die Kiemenblättchen.

Aus den angeführten Beispielen ist klar zu ersehen, wie allein mit dem einfachen Mittel der Ein- und Ausstülpung die reichste Formgestaltung erzielt werden kann. Dabei können die Formen noch durch zwei Processe von mehr untergeordneter Bedeutung modificirt werden, durch Trennungen und durch Verschmelzungen, die an den Zellschichten stattfinden. Blasenförmige und schlauchförmige Hohlräume erhalten Oeffnungen, indem sich an einer Stelle, wo die Blase oder der Schlauch nahe der Körperoberfläche liegt, die trennende Wand verdünnt, bis eine Durchbrechung stattfindet. So entwickeln sich am ursprünglich geschlossenen Darmrohr der Wirbelthiere die Mundöffnung, sowie in der Halsgegend die Kiemenspalten.

Noch häufiger wird der entgegengesetzte Process, die Verschmelzung, beobachtet. Sie gestattet mehrere Variationen. Wir haben schon gesehen, wie die Einstülpungsränder sich zusammenlegen und verwachsen können, wie bei der Entwicklung des Hörbläschens, des Darmschlauchs, des Nervenrohrs. Die Verwachsung kann aber auch in grösserer Ausdehnung stattfinden, wenn die einander zugewandten Flächen einer eingestülpten Membran sich mehr oder minder vollständig fest an einander legen und sich so verbinden, dass sie eine einzige Zellenmembran herstellen. Solches geschicht zum Beispiel beim Verschluss der embryonalen Kiemenspalten, bei der Bildung der drei halbcirkelförmigen Canäle des Gehörorgans oder als pathologischer Process bei der Verlöthung der sich berührenden Flächen seröser Höhlen. Ferner können Verschmelzungen zwischen Schläuchen erfolgen, die mit ihren Spitzen in Berührung kommen, was sehr häufig bei den zusammengesetzten tubulösen Drüsen stattfindet (Fig. 54 [3]). Von den zahlreichen, aus einem Drüsentubulus hervorgesprossten Seitenästen legen sich einige mit ihren Enden an benachbarte Aeste an, verschmelzen mit ihnen und treten dadurch, dass die Zellen an der Verlöthungsstelle auseinanderweichen, in offene Verbindung. So geht die verzweigte in die netzförmige, tubulöse Drüse über, zu der beim Menschen Hoden und Leber gehören.

Neben der Faltenbildung epithelialer Lamellen, welche in hohem Grade variirend die Gliederung des thierischen Körpers im Allgemeinen bestimmt, wurde noch als ein zweites Entwicklungsprincip von fundamentaler Bedeutung die Arbeitstheilung und die mit ihr zusammenhängende histologische Differenzirung genannt. Um dieses Princip in seiner Bedeutung für die Entwicklung ganz zu verstehen, müssen wir davon ausgehen, dass sich das Leben aller organischen Körper in einer Summe verschiedener Verrichtungen oder Functionen äussert. Die Organismen nehmen Stoffe von aussen in sich auf, wobei sie das Brauchbare ihrem Körper einverleiben und das Unbrauchbare entfernen (Function der Ernährung und des Stoffwechsels); sie können die Form ihres Körpers durch Zusammenziehung und Ausdehnung verändern (Function der Bewegung); sie sind in der Lage, auf äussere Reize zu reagiren (Function der Erregbarkeit); sie besitzen endlich die Fähigkeit, neue Gebilde ihres

Gleichen zu erzeugen (Function der Fortpflanzung). Bei den niedersten vielzelligen Organismen verrichten noch alle einzelnen Theile in gleicher Weise die aufgeführten, für das organische Leben nothwendigen Functionen; je höher ausgebildet aber ein Organismus wird, um so mehr sehen wir, dass seine einzelnen Zellen sich in die Aufgaben des Lebens theilen, dass einige vorzugsweise das Geschäft der Ernährung, andere der Bewegung, andere der Reizbarkeit und wieder andere das Geschäft der Fortpflanzung übernehmen, und dass mit dieser Arbeitstheilung zugleich ein höherer Grad der Vollkommenheit, mit welcher die einzelnen Functionen ausgeführt werden, verbunden ist. Die Ausbildung einer besonderen Arbeitsleistung führt stets auch zu einem veränderten Aussehen der Zelle; mit der physiologischen Arbeitstheilung geht stets auch Hand in Hand eine morphologische oder histologische Differenzirung.

Elementartheile, welche das Geschäft der Verdauung besonders besorgen, sind als Drüsenzellen zu unterscheiden; wieder andere, die das Vermögen der Contractilität weiter ausgebildet haben, sind zu Muskelzellen geworden, andere zu Nervenzellen, andere zu Geschlechtszellen u. s. w.; die eine gleiche Verrichtung besorgenden Zellen liegen meist gruppenweise zusammen und stellen ein besonderes Gewebe dar.

So umfasst das Studium der Keimesgeschichte eines Organismus hauptsächlich zwei Seiten; die eine Seite ist das Studium der Formbildung, die zweite das Studium der histologischen Differenzirung. Wir können gleich hinzufügen, dass sich die Formbildung bei den höheren Organismen hauptsächlich in den Anfangsstadien, die histologische Differenzirung in den Endstadien der Entwicklung vollzieht.

Die Kenntniss dieser leitenden Gesichtspunkte wird uns das Verständniss der weiteren Entwicklungsvorgänge wesentlich erleichtern.

FÜNFTES CAPITEL.

Entwicklung der beiden primären Keimblätter (Gastraeatheorie).

Die Fortschritte, die auf den nächsten Stadien in der Entwicklung der Keimblase herbeigeführt werden, beruhen in erster Linie auf *Faltungsprocessen*. Hierdurch entstehen Embryonalformen, die sich zunächst aus zwei und später aus vier Epithelmembranen oder *Keimblättern* aufbauen.

Die aus 2 Keimblättern zusammengesetzte Embryonalform heisst die Darmlarve oder Gastrula. Sie besitzt eine hohe entwicklungsgeschichtliche Bedeutung, da sie sich, wie Haeckel in seiner berühmten Gastraeatheorie betont hat, in jedem der sechs Hauptstämme des Thierreichs findet und so einen gemeinsamen Ausgangspunkt abgiebt, von welchem sich in divergenter Richtung die einzelnen Thierformen ableiten lassen. Wie vier verschiedene Arten von Keimblasen je nach dem Reichthum und der Vertheilungsweise des Dotters unterschieden werden konnten, so ist dasselbe auch bei der Gastrula der Fall. Von einer einfachen Grundform aus sind drei weitere Modificationen entstanden, denen wir mit Ausnahme einer einzigen, welche für viele Arthropoden characteristisch ist, im Stamm der Wirbelthiere begegnen werden.

Fig. 58. **Keimblase des Amphioxus lanceolatus,** nach Hatschek.
fh Furchungshöhle, *az* animale, *vz* vegetative Zellen. *AP*, *VP* animaler, vegetativer Pol.

Die einfachste und ursprünglichste Form, mit deren Betrachtung wir zu beginnen haben, *findet sich nur in der Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus.*

Wie schon früher gezeigt wurde, wird beim Amphioxus die Keimblase von Cylinderzellen begrenzt, die zu einem einschichtigen

Epithel fest zusammenschliessen (Fig. 58). An einer Stelle, welche als vegetativer Pol (*VP*) bezeichnet werden kann, sind die Zellen (*vz*) etwas grösser und durch eingelagerte Dotterkörnchen trüber. An dieser Stelle nimmt der Process der Gastrulabildung seinen Anfang. Die vegetative Fläche beginnt sich zunächst abzuflachen und nach der Mitte der Kugel einzubuchten. Durch Weiterschreiten der Einstülpung wird die Grube tiefer und tiefer, während die Furchungshöhle in demselben Maasse sich verkleinert. Schliesslich legt sich der eingestülpte Theil (Fig. 59 *ik*) unter vollständiger Verdrängung der Furchungshöhle an die Innenfläche des entgegengesetzten, nicht eingestülpten Theiles *ak* der Keimblase an. Als Endresultat ist aus der Kugel mit einfacher Wand ein becherförmiger Keim mit doppelten Wandungen, die Gastrula, entstanden.

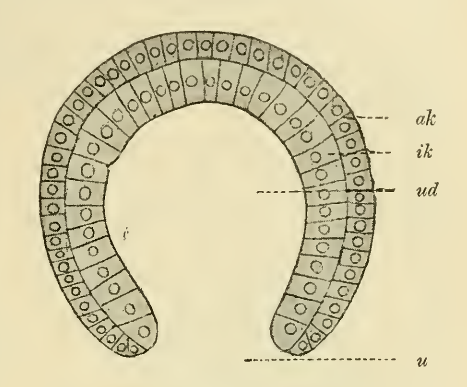


Fig. 59. Gastrula des Amphioxus lanceolatus, nach HATSCHEK.
ak äusseres Keimblatt, *ik* inneres Keimblatt, *u* Urmund, *ud* Urdarm.

Die Höhle der Gastrula, welche sich von der Einstülpung herleitet und nicht mit der Furchungshöhle, welche durch sie verdrängt worden ist, verwechselt werden darf, ist der Urdarm (*ud*) oder die Darmleibeshöhle (Coelenteron). Sie öffnet sich nach aussen durch den Urmund (*u*).

Da der Name Urdarm und Urmund leicht eine irrthümliche Vorstellung hervorrufen könnte, so sei, um einer solchen gleich hier schon vorzubeugen, bemerkt, dass der durch die erste Einstülpung entstandene Hohlraum und seine nach aussen führende Oeffnung dem Darmrohr und dem Mund des ausgewachsenen Thieres nicht gleichwerthig sind. Der Urdarm des Keimes liefert zwar die Grundlage zum Darmrohr, lässt aber ausser ihm noch eine Anzahl anderer Organe, wie hauptsächlich die spätere Brust- und Leibeshöhle, aus sich hervorgehen. Die zukünftige Bestimmung des Hohlraumes wird daher besser durch die Bezeichnung „Darmleibeshöhle oder Coelenteron" ausgedrückt. Der Urmund endlich ist bei den Wirbelthieren nur ein vergängliches Gebilde; er schliesst sich später und verschwindet mit Ausnahme eines Restes, der zum After wird, während der bleibende oder secundäre Mund sich ganz neu bildet.

Die beiden Zellenschichten des Bechers, welche am Rande des Urmundes in einander umbiegen, heissen die beiden primären Keimblätter und werden nach ihrer Lage als das äussere (*ak*) und als das innere (*ik*) unterschieden. Während bei der Keimblase die einzelnen Zellen von einander noch wenig verschieden sind, beginnt mit dem Process der Gastrulabildung sich eine Arbeitstheilung zwischen den beiden Keimblättern geltend zu machen, was bei den frei herumschwimmenden Larven wirbelloser Thiere zu erkennen ist. Das äussere Keimblatt (*ak*) (auch Ektoblast oder Ektoderm genannt) dient als Körperbedeckung, ist zugleich Organ der Empfindung und vermittelt in dem Falle, wo sich Flimmern auf den Zellen entwickeln, wie beim Amphioxus, die Fortbewegung. Das innere Keimblatt

(*ik*) (Entoblast oder Entoderm) kleidet die Darmleibeshöhle aus und besorgt die Nahrungsaufnahme. Beide Zellschichten stehen somit in einem Gegensatz zu einander in Hinblick sowohl auf ihre Lage, als auch auf ihre Function, da eine jede eine besondere Aufgabe übernommen hat. In dieser Hinsicht sind sie von C. E. v. Baer als die beiden Ur- oder Primitivorgane des thierischen Körpers bezeichnet worden. Sie bieten uns ein sehr lehrreiches, weil sehr einfaches Beispiel für die Entstehungsweise zweier Organe aus einer einheitlichen Anlage. Durch die Einstülpung sind die gleichartigen Zellen der Kugeloberfläche in verschiedene Beziehungen zur Aussenwelt gebracht worden und haben demgemäss verschiedene Entwicklungsbahnen eingeschlagen und sich besonderen, den neuen Verhältnissen entsprechenden Aufgaben anpassen müssen.

Die Sonderung des embryonalen Zellenmaterials in die beiden Primitivorgane Baer's ist für die ganze weitere Entwicklungsrichtung der einzelnen Zellen von ausschlaggebender Bedeutung. Denn auf jedes der beiden Primitivorgane ist eine ganz bestimmte Summe der definitiven Organe des Körpers zurückzuführen. Um dieses wichtige Verhältniss gleich in das rechte Licht zu setzen, sei erwähnt, dass das äussere Keimblatt den epithelialen Ueberzug des Körpers, die Epidermis mit Drüsen und Haaren, die Anlage des Nervensystems und die functionell wichtigsten Theile der Sinnesorgane liefert. Deswegen legten ihm die älteren Embryologen den Namen des Hautsinnesblattes bei; das innere Keimblatt dagegen wandelt sich in die übrigen Organe des Körpers um, in den Darm mit den Drüsen, in die Leibeshöhle, in die Muskeln u. s. w.; es sondert sich demnach in die weitaus überwiegende Masse des Körpers und hat während der Entwicklung die meisten und einschneidendsten Metamorphosen durchzumachen [1]).

Ganz ähnliche Larvenformen wie beim Amphioxus sind auch bei wirbellosen Thieren aus dem Stamm der Coelenteraten, Echinodermen, Würmer und Brachiopoden beobachtet worden. Sie verlassen meist schon auf dem Gastrulastadium die Eizelle, um sich mit Flimmern im Wasser fortzubewegen; auch können sie schon jetzt Nahrungsbestandtheile, kleine Infusorien, Algen oder Reste grösserer Thiere durch den Urmund in den verdauenden Hohlraum aufnehmen und zum weiteren Wachsthum ihres Körpers verwenden. Hierbei werden die unbrauchbaren, weil nicht verdaulichen Stoffe wieder auf demselben Wege aus dem Körper ausgestossen. Bei den Wirbelthieren ist eine Nahrungsaufnahme zu dieser Zeit nicht nur unmöglich, weil sie in Hüllen eingeschlossen sind, sondern auch überflüssig, weil das Ei und die aus ihm entstandenen Embryonalzellen entweder noch Dotterkörnchen, die langsam aufgebraucht werden, enthalten oder durch besondere Vorkehrungen ernährt werden (Säugethiere).

Auf die einfacheren Verhältnisse des Amphioxus sind die Modificationen, welche die Gastrulabildung bei den Amphibien erfährt, unschwer zurückzuführen. Beim Wassersalamander, der uns bei der Darstellung als Beispiel dienen soll, ist die eine Hälfte der Keim-

---

[1]) Das äussere und das innere Keimblatt als animales und vegetatives zu unterscheiden, wie es früher geschehen und auch jetzt noch geschieht, ist nicht richtig und sollte mithin aufgegeben werden. Denn die quergestreifte Körpermusculatur, welche zu den animalen Organen des Körpers gehört, stammt nicht, wie man früher auf Grund falscher Beobachtungen glaubte, von dem äusseren, vielmehr, wie jetzt von vielen Seiten festgestellt ist, vom primären inneren Keimblatt ab.

blase (Fig. 60), welche man die animale nennt, dünnwandig und wird aus kleinen (beim Frosch schwarz pigmentirten) Zellen zusammengesetzt, welche in 2 bis 3 Lagen über einander liegen. Die andere oder vegetative Hälfte (*dz*) zeigt eine stark verdickte Wandung aus viel grösseren, dotterreichen, polygonalen Zellen (*dz*), welche, in vielen Lagen locker zusammengehäuft, einen hügeligen Vorsprung in den so eingeengten Hohlraum (*fh*) der Keimblase bedingen. Wo die ungleich differenzirten Hälften zusammentreffen, vermitteln Zellen, welche Götte als Randzone (*Rz*) bezeichnet hat, einen Uebergang. Da die animale Hälfte ihrer ganzen Zusammensetzung nach ein viel geringeres specifisches Gewicht als die entgegengesetzte Hälfte besitzt, ist sie im Wasser ausnahmslos nach oben gerichtet. Erstere bildet die dünnere Decke, letztere den stark verdickten Boden der excentrisch gelegenen Furchungshöhle.

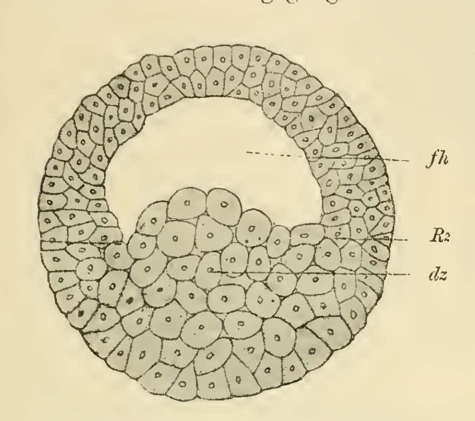


Fig. 60. **Keimblase von Triton taeniatus.**
fh Furchungshöhle, *dz* Dotterzellen, *Rz* Randzone.

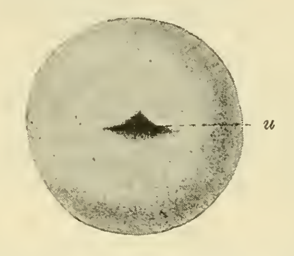


Fig. 61. **Ei von Triton, das sich zur Gastrula entwickelt,** von der Oberfläche gesehen.
u Urmund.

Wenn die Gastrula sich zu entwickeln beginnt, erfolgt die Einstülpung seitlich an einer Stelle der Randzone (Fig. 61 *u*) und macht sich äusserlich durch eine scharfe, später hufeisenförmig gekrümmte Furche bemerkbar, die auf ihrer einen Seite durch kleine (beim Frosch schwarz pigmentirte) Zellen, auf der anderen Seite durch grosse, helle Elemente begrenzt wird. An dem spaltförmigen Urmund stülpen sich (Fig. 62 *u*) an seiner dorsalen Lippe (*dl*) kleine Zellen, an seiner ventralen Lippe (*vl*) die grossen, dotterreichen Elemente der vegetativen Hälfte in das Innere der Keimblase hinein und bilden die einen die Decke, die anderen den Boden vom Urdarm (*ud*). Dieser erscheint in den ersten Stadien der Einstülpung nur als ein enger Spalt neben der weiten Furchungshöhle (*fh*); bald aber verdrängt er dieselbe vollständig und dehnt sich dabei am Grund der Einstülpung zu einem weiten Sack aus, während er nach dem Urmund zu immer eng und spaltförmig bleibt. Da der Urdarm der Amphibien zuerst von dem italienischen Naturforscher Rusconi beobachtet worden ist, findet er sich in den älteren Schriften gewöhnlich als die Rusconi'sche Nahrungshöhle, sowie der Urmund als der Rusconi'sche After aufgeführt.

Am Schluss des Einstülpungsprocesses ist die ganze Dottermasse oder die vegetative Hälfte der Keimblase in das Innere zur Begrenzung der Urdarmhöhle aufgenommen und dabei von einer Schicht kleiner Zellen umwachsen worden (Fig. 63). Beim Frosch sieht jetzt die ge-

sammte Oberfläche des Keims, da hier die kleinen Zellen stark pigmentirt sind, dunkelschwarz aus, mit Ausnahme einer etwa stecknadelkopfgrossen Stelle, die dem Urmund entspricht. Hier nämlich ragt ein Theil der hellen Dottermasse aus dem Urdarm nach aussen hervor und verschliesst den Eingang zu ihm gleichsam wie ein Pfropf (*d*), daher er auch den bezeichnenden Namen des Dotterpfropfes führt.

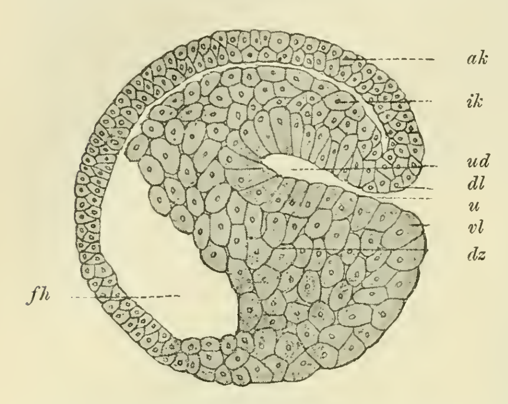


Fig. 62. Längsdurchschnitt durch ein Ei von Triton mit beginnender Gastrulaeinstülpung.
ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt; *fh* Furchungshöhle; *ud* Urdarm; *u* Urmund; *dz* Dotterzellen; *dl*, *vl* dorsale, ventrale Lippe des Urdarms.

Von den beiden Keimblättern der Gastrula verdünnt sich später das äussere beim Wassersalamander zu einer einfachen Lage regelmässig angeordneter, cylindrischer Zellen, beim Frosch dagegen wird es von 2 bis 3 Lagen kleiner, zum Theil cubischer, stark pigmentirter Elemente gebildet. Das innere Keimblatt besteht an der Decke des Urdarmes gleichfalls aus kleinen (beim Frosch pigmenthaltigen) Zellen, an der anderen Seite aus den grossen Dotterzellen, die, in vielen Lagen zusammengehäuft, einen weit in den Urdarm hineinspringenden und ihn zum Theil ausfüllenden Hügel bedingen. Hierdurch muss die Gastrula der Amphibien wieder im Wasser eine bestimmte Ruhelage einnehmen, da die Dottermasse als der schwerere Theil sich immer am tiefsten einstellt (Fig. 63).

Der Keim der Amphibien ist jetzt schon ein vollständig bilateral symmetrischer Körper. Die durch den Dotter verdickte Wand der Gastrula wird zur Bauchseite des späteren Thieres, die entgegengesetzte, nach oben gerichtete Wand oder die Decke des Urdarms wird zum Rücken. Der Urmund bezeichnet uns, wie sich weiterhin ergeben wird, das hintere Ende, und der entgegengesetzte Theil den Kopf. Es lassen sich also durch die Gastrula eine Längsachse, eine dorsoventrale und eine quere Achse hindurchlegen, die den späteren Achsen des Thieres entsprechen. Diese bei den Amphibien so früh hervortretende, bilaterale Symmetrie ist einzig und allein auf die Anwesenheit von Dottermaterial und auf seine Anhäufung an der ventralen Seite des Urdarms zurückzuführen.

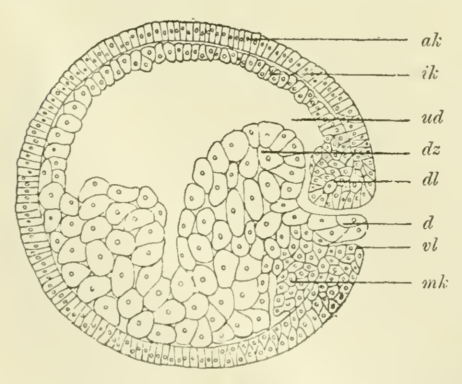


Fig. 63. Längsschnitt durch ein Ei von Triton nach beendeter Gastrulation.
ak, *ik*, *dz*, *dl*, *vl*, *ud* wie in Fig. 62, *d* Dotterpfropf, *mk* mittleres Keimblatt.

Die Entwicklung der Amphibien kann uns die Brücke bilden für das Verständniss der

viel stärker abgeänderten Form, welche die Gastrula bei den Eiern mit partieller Furchung in den Classen der Selachier, der Teleostier, der Reptilien und Vögel gewinnt.

Am durchsichtigsten liegen noch die Verhältnisse bei den Selachiern. Was wir an der Keimblase der Amphibien als Decke der Furchungshöhle beschrieben haben, ist bei der Keimblase der Selachier (Fig. 64) eine kleine Scheibe embryonaler Zellen (*kz*), welche mit ihrem Rand in die ausserordentlich voluminöse und nicht in Zellen abgetheilte, aber kernhaltige Dottermasse (*dk*) übergeht. Letztere entspricht den Dotterzellen der Amphibien und stellt wie diese den Boden der Furchungshöhle (*B*) her. Keimscheibe und Dotter bilden also zusammen eine Blase mit einer verschwindend kleinen Höhle (*B*) und einer ungleich dicken und ungleich differenzirten Wandung. Ein sehr kleiner Theil der Wand, die Keimscheibe, besteht aus Zellen. Der viel grössere und dickere Abschnitt ist Dottermasse, die in der Umgebung der Höhle Kerne enthält, aber nicht in Zellen zerfallen ist.

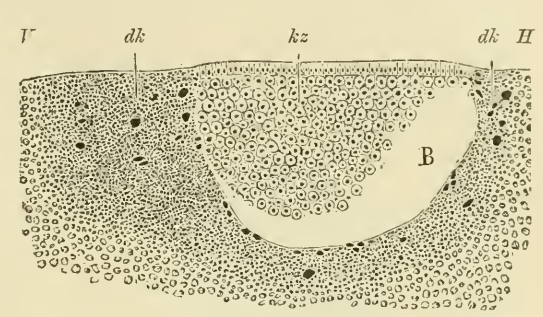


Fig. 64. **Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pristiurus im Keimblasenstadium,** nach Rückert. Rechts liegt das embryonale hintere Ende. *B* Furchungshöhle, *dk* Dotterkerne, *kz* Keimzellen, *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimscheibe.

Wie bei den Amphibien beginnt auch hier die Gastrulabildung an dem späteren hinteren Ende (*H*) des Embryo an einem Abschnitt der Uebergangszone oder des Keimscheibenrandes, an welchem die oberflächlichsten Zellen Cylinderform angenommen haben und fest zusammengeschlossen sind (Fig. 64). An ihm entsteht (Fig. 65) nach der Furchungshöhle (*B*) zu eine kleine Einstülpung, so dass ein kleiner Urdarm (*ud*), wie der Durchschnitt zeigt, und ein spaltförmiger Urmund deutlich erkennbar werden. An der Einstülpung betheiligt sich auch der angrenzende Dotter, indem im Bereich der Uebergangszone die von Protoplasma umgebenen Dotterkerne (*dk*) selbständig werden, als Rund-

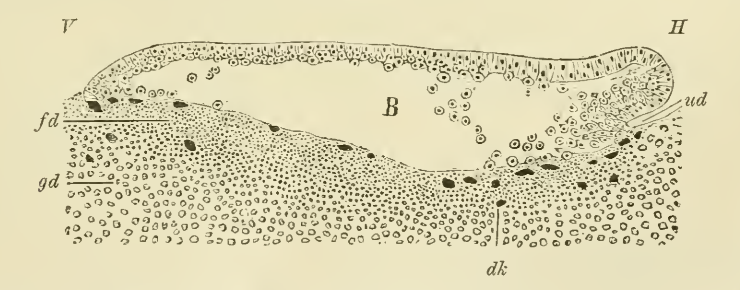


Fig. 65. **Medianschnitt durch eine Keimscheibe von Pristiurus, in welcher die Gastrulaeinstülpung beginnt,** nach Rückert. *ud* erste Anlage des Urdarms, *B* Furchungshöhle, *dk* Dotterkerne, *fd* feinkörniger Dotter, *gd* grobkörniger Dotter, *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimscheibe.

zellen in die Furchungshöhle mit hineinwachsen und zur Entstehung des inneren Keimblattes in ähnlicher Weise beitragen, wie bei den Amphibien die vegetativen Zellen, welche an der unteren Lippe des Urmunds mit in die Furchungshöhle eingestülpt werden. Immer mehr wird die Furchungshöhle (*B*) dadurch verdrängt, dass sich an ihre ursprüngliche Decke die von hinten nach vorn einwachsenden Zellen als geschlossene Schicht anlegen. Auch bei den Selachiern wird mithin die Keimscheibe durch Einstülpung zweiblätterig. Sie liegt dem Dotter so dicht auf, dass der Urdarm höchstens als Spalt erscheint. Die Einstülpung bleibt übrigens bei den Selachiern nicht allein auf eine Stelle des ursprünglichen Keimscheibenrandes beschränkt, sondern dehnt sich bald weit über den hinteren und seitlichen Umfang desselben aus. Der Urmund erscheint alsdann als ein grosser, halbkreis- oder hufeisenförmiger Spalt am zukünftigen hinteren Ende der Embryonalanlage.

Die colossale Mächtigkeit des Dotters bedingt einen wichtigen Unterschied zwischen der Gastrulabildung der Selachier und der Amphibien. Bei diesen wurde ziemlich rasch die Masse der Dotterzellen in den Urdarm aufgenommen und zur Begrenzung seiner ventralen Wand benutzt. Bei den Selachiern vollzieht sich die Aufnahme des Dotters in das Körperinnere erst sehr langsam (in einer später noch genauer darzustellenden Weise), so dass lange Zeit nur der Rücken der Gastrula aus zwei Zellschichten besteht, die Bauchwand dagegen durch Dottermasse gebildet wird.

An die Eier der Selachier schliessen sich in ihrer ganzen Entwicklungsweise am meisten die Eier der Knochenfische an. Weniger lässt sich dies von den Eiern der Reptilien und Vögel sagen. Zwar gehören dieselben auch zum meroblastischen Typus, da sie eine mächtige Dottermasse ausgebildet haben und in Folge dessen eine partielle Furchung erfahren; in der Bildung der Keimblätter dagegen zeigen sie manches Eigenthümliche, so dass sie eine gesonderte Besprechung verlangen. Bei den Vögeln und Reptilien ist die Untersuchung mit grösseren Schwierigkeiten als bei den Selachiern verknüpft. Namentlich hat die Entwicklungsgeschichte der Keimblätter beim Hühnchen, trotzdem sich die besten Forscher mit ihr beschäftigt haben, lange Zeit zu sehr abweichenden Darstellungen Veranlassung gegeben. Auch der Thatbestand, der für das Vogelei durch die jüngsten Arbeiten von Duval im Grossen und Ganzen gesichert erschien, ist neuerdings wieder durch Kionka in Frage gestellt worden. Da das Vogelei in der Geschichte der Embryologie eine so hervorragende Rolle gespielt hat und geradezu als classisches Untersuchungsobject bezeichnet worden ist, scheint es geboten, auf die Befunde, welche es auf dem Gastrula-Stadium darbietet, in Kürze einzugehen. Meiner Darstellung lege ich die Befunde Duval's zu Grunde, obwohl sie Angesichts des von Kionka erhobenen Widerspruchs noch der Bestätigung bedürfen. Im Anschluss daran wird noch einiger an den Eiern der Reptilien gesammelter, wichtiger Befunde gedacht werden. So strittig auch Einzelnes ist, so wird sich doch ohne Zweifel bei besserer Einsicht die Gastrulation der Reptilien und Vögel auf diejenige der bisher besprochenen Wirbelthiere einst zurückführen lassen.

Während das Vogelei noch im Endabschnitt des Eileiters verweilt, beginnt einige Zeit vor seiner Ablage die Gastrulation; sie geht vom hinteren Rande der Keimscheibe aus; ihr Studium ist mit grossen Schwierigkeiten verknüpft und verlangt vor allen Dingen, dass man bei der Untersuchung der Keimscheibe auf Schnitten genau über die Lage

ihres vorderen und hinteren Randes orientirt ist. Die Orientirung wird dadurch wesentlich erleichtert, dass man bei jedem Hühnerei schon vor Eröffnung der Kalkschale mit seltenen Ausnahmen genau angeben kann, nach welcher Seite hin das vordere Ende der Embryonalanlage gerichtet sein muss. Es ergiebt sich dies aus der schon auf Seite 74 besprochenen Regel.

Wenn man zur Zeit, wo die Gastrulaeinstülpung begonnen hat, genau auf den verdickten Rand der Keimscheibe oder den Randwulst (bourrelet blastodermique von Duval) achtet, so sieht man ihn sich nach vorn und seitlich durch eine mehr zackige und weniger deutliche Grenze, nach hinten dagegen durch einen schärferen Contour absetzen. Dieser wird dadurch hervorgerufen, dass der Randwulst in Folge einer stärkeren Wucherung der Zellen bedeutend verdickt und undurchsichtiger ge-

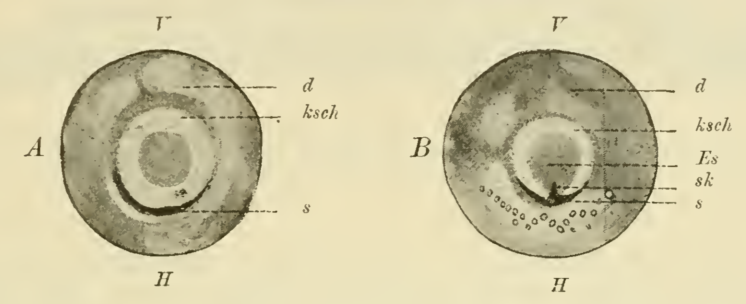


Fig. 66. ***A* Die unbebrütete Keimscheibe eines Hühnereies,** nach Koller.
d Dotter; *ksch* Keimscheibe; *s* Sichel; *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimscheibe.

***B* Die Keimscheibe eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung,** nach Koller.
d Dotter; *ksch* Keimscheibe; *Es* Embryonalschild; *s* Sichel; *sk* Sichelknopf; *V* vorderer, *H* hinterer Rand der Keimscheibe.

worden ist und eine mehr weissliche Färbung angenommen hat. Er hebt sich von seiner Umgebung als eine weisslich erscheinende, halbmond- oder sichelförmige Figur deutlich ab (Fig. 66 *A*, *s*). Häufig ist auch in der Sichel eine kleine Furche bemerkbar. die Sichelrinne (Koller), durch welche die Keimscheibe nach hinten eine noch schärfere Begrenzung erhält.

Dass sich jetzt das Vogelei auf dem Gastrulastadium befindet, hat Duval an Schnittserien bewiesen, die theils in transversaler, theils in sagittaler Richtung angefertigt wurden. Besonders lehrreich sind die beiden Medianschnitte (Fig. 67 u. 68). Wie in Fig. 67, welche ein etwas jüngeres Stadium darstellt, sofort zu sehen ist, setzt sich die am hinteren Randwulst (*vl*) beschriebene

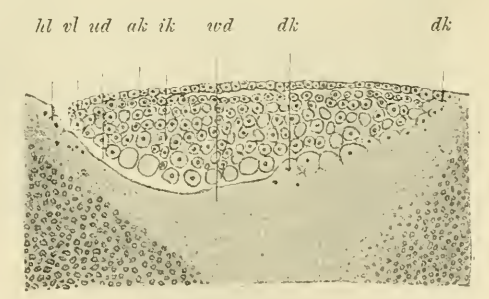


Fig. 67. **Längsschnitt durch die Keimscheibe eines nicht befruchteten Eies vom Zeisig,** nach Duval.

ak äusseres, *ik* inneres Keimblatt, *wd* weisser Dotter, *dk* Dotterkerne, *ud* Urdarm, *vl* vordere Lippe, *hl* hintere Lippe an der Einstülpungsstelle (Sichelrinne oder Urmund).

Sichelrinne in einen schmalen Spaltraum (cavité sousgerminale) (*ud*) fort, während nach vorn Embryonalzellen (*dk*) und Dotter noch fest zusammenhängen. Auf dem etwas älteren Stadium (Fig. 68) ist der Zusammenhang noch weiter gelöst, indem sich der Spaltraum (*ud*) bis nahe zum vorderen Keimscheibenrand (*vr*) ausgedehnt hat. In Folge dieser Vorgänge ist der unter dem Spaltraum gelegene Theil des weissen Dotters frei von Zellen und Kernen geworden, mit Ausnahme des Randbezirks, wo stets freie Kerne, namentlich auch nach hinten (*hl*) von der Sichelrinne zu finden sind und die Nachfurchung unterhalten.

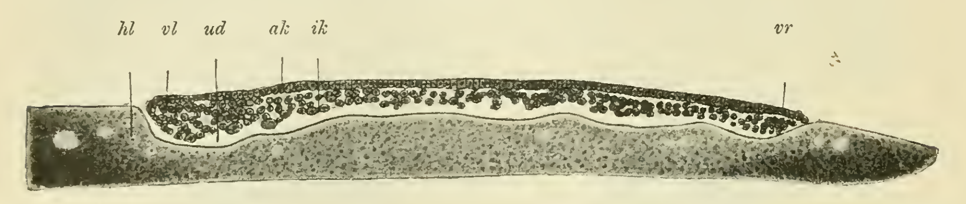


Fig. 68. **Längsschnitt durch die Keimscheibe eines befruchteten, unbebrüteten Eies von der Nachtigall**, nach Duval.
ak äusseres, *ik* inneres Keimblatt, *ud* Urdarm, *vl* vordere, *hl* hintere Lippe des Urmundes (Sichelrinne).

Die in den Figuren 67 und 68 unterscheidbaren zwei Zellenlagen sind durch einen feinen Spalt gegen einander abgesetzt. In der oberen Lage (*ak*) haben die Elemente eine cubische und auf einem etwas späteren Stadium eine cylindrische Gestalt angenommen und schliessen dicht zu einer Epithelmembran zusammen. Die untere Lage (*ik*) ist mehrschichtig und ist aus grösseren, rundlichen und locker zusammengefügten Zellen gebildet. Die obere Lage stellt das äussere, die untere das primäre innere Keimblatt dar. Beide gehen im Bereich des hinteren Randwulstes (*vl*), wo zugleich die Zellen in lebhafterer Wucherung begriffen sind, continuirlich in einander über.

Die hochwichtigen Vorgänge, durch welche die in Fig. 67 und 68 dargestellten Befunde hervorgerufen worden sind, bieten manche Vergleichspunkte mit der Gastrulabildung der Selachier und Amphibien dar. Den neu auftretenden Spalt können wir uns wie bei der Keimscheibe von Pristiurus (Fig. 65) durch Einfaltung entstanden denken, in der Weise, dass vom hinteren Randwulst aus Zellen in die Tiefe wuchern, und dass dabei am Grund der Einstülpung die ursprünglich mit dem Dotter zusammenhängenden Zellen (Fig. 67 *dk*) von diesem abgelöst und zur Vergrösserung des inneren Keimblattes verwandt werden.

Wenn diese Erklärung richtig ist, so entspricht jetzt der zwischen dem unteren Keimblatt und dem Dotterboden gelegene Spaltraum (*ud*) der Urdarmhöhle, wie schon Götte und Rauber richtig bemerkt haben, Duval aber zuerst genau bewiesen hat; es entspricht ferner die Sichelrinne (Fig. 66 *s*) dem Urmund; der vor der Sichelrinne gelegene, verdickte Theil des Randwulstes (Fig. 67 *vl*), in dessen Bereich die beiden primären Keimblätter in einander übergehen, ist die vordere oder dorsale Urmundlippe, der hinter der Sichelrinne befindliche Dotter (*hl*), welcher auf diesem frühen Stadium zahlreiche, freie Kerne einschliesst, kann als hintere oder ventrale Urmundlippe bezeichnet werden. Die Entwicklung des Urdarms ist der Grund, dass die Furchungshöhle mehr

und mehr eingeengt worden ist und sich nur als ein feiner, die primären Keimblätter trennender Spalt erhält.

Die Vergleichspunkte mit der Tritongastrula (Fig. 62) ergeben sich, wenn wir die Masse der Dotterzellen durch ungetheilten Dotter ersetzen und in den letzteren im Bereich der ventralen Urmundlippe freie Kerne eingebettet sein lassen.

Durch die Darstellung von Duval scheint mir die Streitfrage über die Entstehung der beiden primären Keimblätter bei den Vögeln in glücklicher Weise gelöst zu sein. Lange Zeit standen sich gerade auf diesem Gebiete zwei Ansichten schroff gegenüber.

Nach der älteren Ansicht, an der manche Forscher noch jetzt festhalten, soll sich die aus dem Furchungsprocess entstandene Keimscheibe in ein oberes und unteres Blatt spalten. (Pander, v. Baer, Remak, Kölliker, His u. a.) Nach der anderen Ansicht (Haeckel, Götte, Rauber, Duval u. a.) ist das untere Blatt durch Einfaltung entstanden. Durch die Einfaltungstheorie allein erklärt sich das verschiedene Verhalten des vorderen und des hinteren Randes der Keimscheibe, die lebhaftere Zellenwucherung im Bereich der Sichel, die Sichelrinne und der daselbst zu constatirende Uebergang der beiden primären Keimblätter in einander. Durch sie allein wird endlich auch die Beziehung zu den niederen Classen der Wirbelthiere ermöglicht.

Dafür, dass bei den Vögeln das innere Keimblatt durch Einstülpung (Gastrulation) entsteht, sprechen auch die Befunde, welche bei der Untersuchung der den Vögeln so nahe stehenden Reptilien gewonnen worden sind. Wir verdanken sie den Bemühungen von Kupffer und Benecke und den der neueren Zeit angehörenden Arbeiten von Will, Mitsikuri, Mehnert und Wenkebach. Bei Lacerta agilis (Fig. 69), Emys europaea (Fig. 122 *A*), Platydactylus (Gecko) etc. findet sich, wie beim Huhn, am hinteren Bezirk der auf einem entsprechenden Stadium stehenden Keimscheibe eine in der Form einer Sichel (*s*) auftretende Wucherung. In der Mitte und etwas nach vorn von ihr sieht man eine kleine, quergestellte, spaltförmige, sehr deutlich ausgeprägte Oeffnung (*u*), die in einen Blindsack hineinführt und der Sichelrinne vergleichbar ist. Mit Recht deutet Kupffer, welchem hierin alle



Fig. 69. **Embryonalanlage von Lacerta agilis** nach Kupffer.

hf, *df* heller, dunkler Fruchthof; *u* Urmund; *s* Sichel; *es* Embryonalschild. *V* vorderes, *H* hinteres Ende.

übrigen Forscher gefolgt sind, die Oeffnung als den Urmund, der von einer vorderen und einer hinteren Urmundlippe umsäumt wird, und den Hohlraum als Urdarm, wie er auch einen Vergleich zwischen den entsprechenden Bildungen der Vögel und Reptilien zieht[1]).

An einem Medianschnitt durch eine solche Keimscheibe mit trichterförmigem Urmund (Prostoma) (Fig. 70) ist das äussere Keimblatt scharf abgegrenzt und aus einer einfachen Lage ziemlich hoher, dicht zusammenschliessender Cylinderzellen gebildet. Es geht am vorderen Rand der

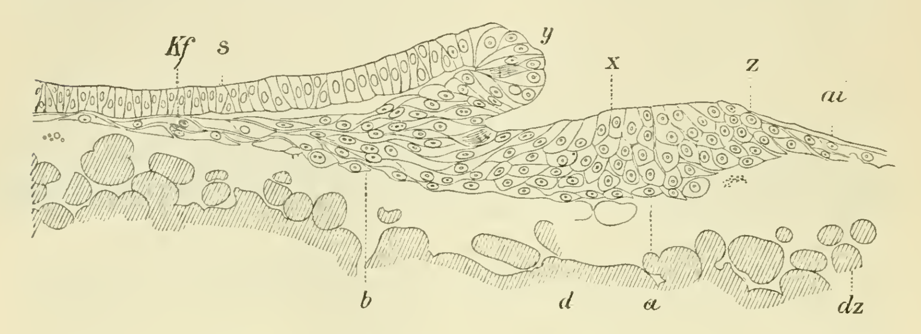


Fig. 70. **Medianer Längsschnitt durch einen Embryo vom Gecko, dessen Urdarmeinstülpung die Richtung nach vorn nimmt.** (Stadium III.) Nach WILL. Die Urdarmeinstülpung setzt sich in einen langen Kopffortsatz fort. Unterhalb der Primitivplatte machen sich die ersten Anfänge eines secundären Entoderms (bei *a* und *b*) bemerkbar. *Kf* der sich später zum Urdarm aushöhlende Kopffortsatz; *s* Embryonalschild; *z* hintere Urdarmlippe; *y* vordere (rechtsseitliche) Urdarmlippe; *x* Grenze zwischen der an der Urdarmeinstülpung theilnehmenden Urdarmplatte und dem seine oberflächliche Lage bewahrenden Entodermpfropf; *ai* Area intermedia; *d* ungefurchter Dotter; *dz* Dotterzellen.

Einstülpung oder, kürzer gesagt, an der vorderen Urmundlippe (*y*) durch Umschlag in eine kleinzellige, mehrschichtige Lage über, die eine kleine Höhle, den Urdarm, von oben her bedeckt und sich nach vorn noch eine Strecke weit in eine Schicht mehr locker zusammenhängender Embryonalzellen fortsetzt. Vom Umschlagsrand an bezeichnen wir die ganze Lage als inneres Keimblatt; es ist vom äusseren, viel fester gefügten Keimblatt durch einen Spaltraum scharf abgesetzt. Die Verhältnisse sind ähnliche, wie sie von einem Medianschnitt durch die Keimscheibe eines Selachiers, die auf einem entsprechenden Stadium steht, in Fig. 65 abgebildet sind.

Nur in einem Punkt muss ein allerdings bedeutsamer Unterschied hervorgehoben werden. Bei den Reptilien fällt der Umschlag des äusseren in das innere Blatt nicht wie bei den Selachiern und Knochenfischen mit dem Rand der Keimscheibe zusammen, er ist vielmehr hier in einiger Entfernung von ihm erfolgt, so dass auf dem Medianschnitt

---

[1]) In der Darstellung, wie sich bei den Eiern der Reptilien und Vögel die Einstülpung vollzieht, weiche ich von anderen Forschern, die auch eine Gastrulation stattfinden lassen (GÖTTE, HAECKEL, RAUBER, BALFOUR etc.), ab. Dieselben betrachten den ganzen Rand der Keimscheibe als den Urmundrand und lassen sich an ihm das äussere in das innere Keimblatt umschlagen. Meiner Darstellung nach erfolgt die Einstülpung an einer kleinen, umschriebenen Stelle des Randes. Ueber die Beziehungen des Urmundes, sowie der Keimblätter zum Dotter wird später noch ausführlicher gehandelt werden. (Siehe Seite 145.)

hinter der vorderen Urmundlippe noch die mit dem Buchstaben *a* bezeichnete, kleinzellige Masse liegt, die in der Nähe der Einstülpung aus vielen Lagen besteht, sich aber bald verdünnt und sich eine Strecke weit noch als einfache Zellenschicht auf dem Dotter verfolgen lässt.

Wir constatiren somit, dass bei den Reptilien — und möglicher Weise ist dies auch bei den Vögeln der Fall, wenn die Zweifel, welche Kionka gegen die Angaben Duval's erhoben hat, berechtigte sind — Urmundrand und Keimscheibenrand von vornherein nicht zusammenfallen. Es ist dies ein wichtiger Punkt, auf dessen Bedeutung jedoch erst an einer späteren Stelle genauer eingegangen werden wird.

Werfen wir jetzt noch einen Blick auf die nächst anschliessenden Entwicklungsstadien von der zweiblätterigen Keimscheibe des Hühnchens. Wir beobachten jetzt vor allen Dingen eine immer mehr zunehmende Ausbreitung der Keimblätter über die Oberfläche des Dotters.

An dem frisch gelegten, unbebrüteten Ei (Fig. 68) setzte sich das äussere Keimblatt (*ak*) aus einer einfachen Lage dicht zusammengefügter, cylindrischer Zellen zusammen, das innere Keimblatt (*ik*) dagegen aus einer zweischichtigen bis dreischichtigen Lage etwas abgeplatteter Elemente, die nur locker zusammenschliessen.

Unter dem Einfluss der Bebrütung macht die flächenhafte Ausbreitung der Keimscheibe rasche Fortschritte (Fig. 71). Hierbei eilt das äussere Keimblatt (*ak*) in

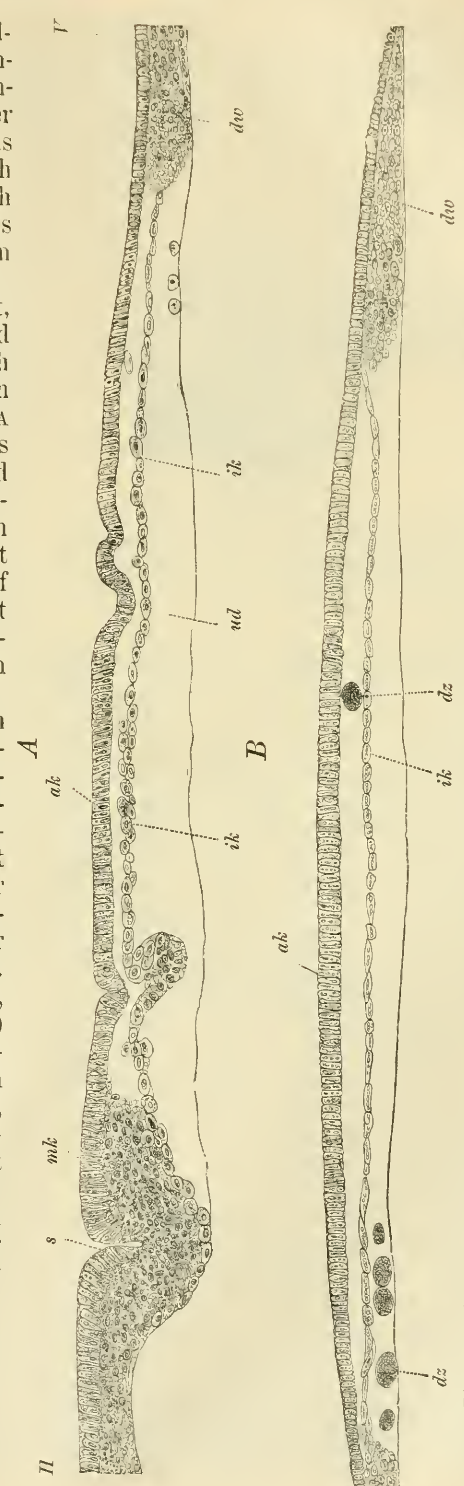


Fig. 71. **A Längsschnitt durch die einige Stunden bebrütete Keimscheibe eines Hühnereies** nach Koller. **B Querschnitt durch die einige Stunden bebrütete Keimscheibe eines Hühnereies** nach Koller. *ak, ik, mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt; *dw* Dotterwall; *dz* Dotterzellen; *s* Sichelrinne; *ud* Urdarm; *V* vorderes, *H* hinteres Ende der Keimscheibe.

seiner Ausbreitung dem inneren voraus und endet in einer Gegend des Dotters, wo dieser noch keinen Zerfall in Entodermzellen zeigt. In der Form seiner Zellen tritt es in jeder Beziehung in einen schroffen Gegensatz zum inneren Blatt. Während die Ektodermzellen (Fig. 71 *ak*) in der Mitte der Keimscheibe die grösste Höhe erreichen, nehmen sie nach dem Rand zu allmählich ab und gehen in cubische und endlich in abgeplattete Elemente über (Fig. 72 *ak*). Das Umgekehrte lässt jetzt das innere Keimblatt erkennen; es hat sich in der Mitte der Keimscheibe (Fig. 71 *ik*) in eine einfache Lage stark abgeplatteter, schüppchenartiger Zellen umgewandelt, die zu einer feinen Membran fest zusammenschliessen. Nach der Peripherie zu werden sie etwas grösser und polygonaler (Fig. 72) und gehen hier in einiger Entfernung und nach einwärts vom freien Rand des äusseren Keimblattes in den weissen Dotter (*dw*) über, der an der Uebergangsstelle eine Strecke weit reichlich mit Dotterkernen (*dk*) durchsetzt ist. Man bezeichnet diesen Bezirk des Dotters als Dotterwall (Rempart vitellin). Er dient zur Vergrösserung des inneren Keimblattes, indem die freien Kerne sich durch Theilung vermehren und den schon mehrfach erwähnten Process der Nachfurchung unterhalten.



Fig. 72. **Durchschnitt durch den Rand der Keimscheibe eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies** nach Duval.
ak äusseres Keimblatt, *dz* Dotterzelle, *dk* Dotterkerne, *dw* Dotterwall.

Während der Bebrütung macht auch die Verflüssigung des Dotters weitere Fortschritte (Fig. 71) und führt zur Entstehung einer an Tiefe und Breite immer mehr zunehmenden Grube (*ud*), über welche sich die Keimscheibe, einem Uhrglas vergleichbar, herüberwölbt. Ihre Mitte sieht jetzt bei Betrachtung von der Fläche, soweit unter ihr die Flüssigkeit reicht, hell und durchscheinend aus, während der Randbezirk, welcher dem undurchsichtigen Dotter aufliegt, dunkel erscheint. Noch mehr macht sich ein derartiger Unterschied bemerkbar, wenn man die ganze Keimscheibe vom Dotter ablöst. Denn im Bereich des Flüssigkeitsraumes trennen sich die dünnen, durchsichtigen Keimblätter leicht und rein von ihrer Unterlage ab, während am Rande von der Stelle an, wo das innere Keimblatt in den Dotterwall übergeht, trübe Dottermasse der Keimscheibe anhaften bleibt. Man unterscheidet schon lange in der Entwicklungslehre das mittlere, helle, kreisförmige Feld als hellen Fruchthof (Area pellucida), und den trüberen, ringförmigen Rand als dunkeln Fruchthof (Area opaca).

Auf wichtige Veränderungen, die bis zur Ablage des Eies und in den ersten Stunden der Bebrütung in der Gegend der Sichelrinne an der vorderen Urmundlippe vor sich gehen, werde ich im nächsten Capitel noch ausführlicher handeln müssen, da sie mit der Entwicklung des mittleren Keimblattes im Zusammenhang stehen.

Noch schwieriger als beim Hühnchen ist die Keimblattentwicklung der Säugethiere in ihrem Detail festzustellen und auf die Gastrulation der übrigen Wirbelthiere zurückzuführen. Durch die mühsame Untersuchung dieser Verhältnisse hatte sich in früheren Zeiten Bischoff besondere Verdienste erworben, später sind ihm Hensen,

Lieberkühn, van Beneden, Kölliker, Heape, Selenka, Bonnet, Hubrecht, Keibel gefolgt. Das hierbei benutzte Untersuchungsobject, welches wir auch unserer Darstellung zu Grunde legen wollen, ist gewöhnlich das Kaninchen gewesen; ausserdem sind noch Fledermaus, Maulwurf, Schwein, Schaf, Igel, Beutelthiere etc. untersucht worden.

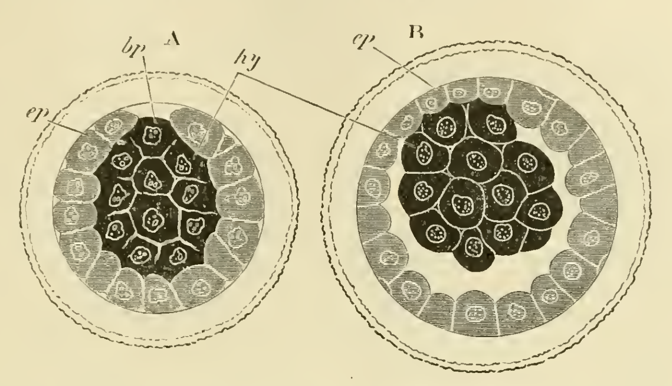


Fig. 73. **Optische Querschnitte eines Kanincheneies in zwei unmittelbar auf die Furchung folgenden Stadien** nach Ed. van Beneden. Copie aus Balfour's Entwicklungsgeschichte.

A Aus der Furchung entstandener solider Zellenhaufen.

B Entwicklung der Keimblase, indem sich im Zellenhaufen eine Furchungshöhle ausbildet. (Nach einer älteren, jetzt aufgegebenen Deutung von van Beneden bedeutet *ep* Epiblast, *hy* Hypoblast, *bp* Blastoporus.)

Während das Ei der Säugethiere im Eileiter durch die Flimmerbewegung des Epithels langsam nach der Gebärmutter hingetrieben wird, ist es durch den Furchungsprocess in einen kugeligen Haufen kleiner Zellen zerfallen (Fig. 73 *A*). Darauf entsteht in seinem Innern durch Abscheidung einer Flüssigkeit eine kleine, spaltförmige Furchungshöhle (Fig. 73 *B*). Der Keim ist somit in das Blasen- oder Blastulastadium eingetreten. Die Wand der Keimblase oder Vesicula blastodermica wird, wie schon seit Bischoff's Arbeiten bekannt ist, aus einer einzigen Lage mosaikartig angeordneter, polygonaler Zellen gebildet, einen kleinen Bezirk ausgenommen. Hier ist die Wand wie bei der Keimblase der Amphibien durch einen Haufen etwas körnchenreicherer und dunklerer Zellen verdickt, die einen in die Furchungshöhle vorspringenden Höcker bedingen.

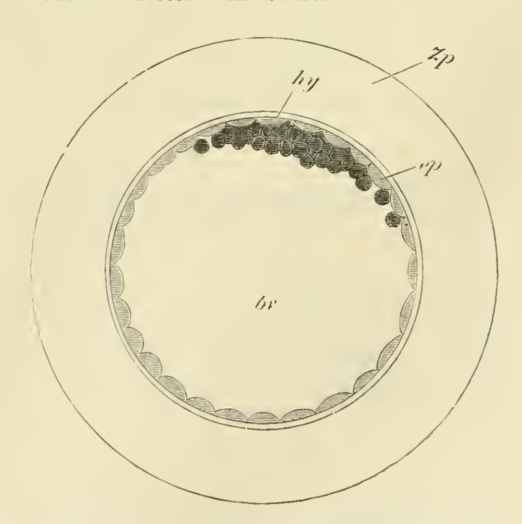


Fig. 74. **Kaninchenei, 70—90 Stunden nach der Befruchtung,** nach Ed. van Beneden. Copie aus Balfour's Entwicklungsgeschichte.

bv Hohlraum der Keimblase, *zp* Zona pellucida, *ep*, *hy* wie in Fig. 73.

Für die weitere Entwicklung der Säugethiere

ist nun vor Allem der Umstand besonders characteristisch, dass sich bei ihnen, wie bei keinem anderen Wirbelthiere, die Keimblase durch Zunahme von Flüssigkeit, die viel Eiweiss enthält und bei Zusatz von Alkohol körnig gerinnt, ausserordentlich vergrössert (Fig. 74) und bald einen Durchmesser von 1,0 mm gewinnt. Natürlich ist bei diesen Wachsthumsvorgängen auch die Zona pellucida (*zp*) verändert und zu einem dünnen Häutchen ausgedehnt worden. Ihr liegt eine schon von den Wandungen des Eileiters ausgeschiedene Gallertschicht auf.

Die Wand der Keimblase ist an den 1 mm grossen Eiern vom Kaninchen sehr dünn geworden. Die in einfacher Schicht angeordneten, mosaikartigen Zellen haben sich stark abgeplattet. Auch der in die Furchungshöhle vorspringende Zellenhöcker hat sich umgewandelt und sich mehr und mehr in die Fläche zu einer scheibenförmigen Platte ausgebreitet, welche sich mit zugeschärftem Rand allmählich in den verdünnten Wandtheil der Keimblase fortsetzt. An der Platte spielen sich die weiteren Entwicklungsprocesse in erster Linie ab. Ihre oberflächlichsten Zellen sind zu dünnen Schüppchen abgeplattet, wie sie auch sonst die Wand der Blase bilden, ihre anderen zwei- bis dreifach über einander gelagerten Elemente dagegen sind grösser und protoplasmareicher.

Bis hierher befindet sich das Ei der Säugethiere noch auf dem Keimblasenstadium; es besteht überall aus einem einzigen Keimblatt. Denn die Ansicht, die von manchen Seiten aufgestellt ist, dass die Keimscheibe jetzt bereits zweiblätterig sei, und dass die nach aussen gelegenen platten Zellen das äussere Keimblatt und die darunter folgenden protoplasmareicheren Zellen das innere Keimblatt darstellen, ist meiner Ansicht nach unhaltbar. Dagegen spricht erstens die Thatsache, dass die abgeplatteten und die dickeren Zellenlagen fest zusammenhängen und auch nicht durch den kleinsten Spaltraum von einander abgesetzt sind, und zweitens der weitere Verlauf der Entwicklung[1]).

Zwei Keimblätter treten erst an Eiern auf, die schon mehr als 1 mm Durchmesser besitzen und etwa 5 Tage alt sind. An der Stelle, wo früher die Zellenplatte lag, beobachtet man bei der Betrachtung von der Fläche einen weisslichen Fleck, der Anfangs rund, später oval und

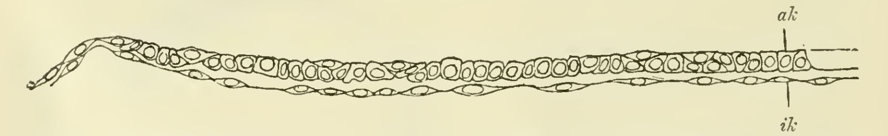


Fig. 75. **Querschnitt durch den fast kreisrunden Fruchthof eines Kanincheneies von 6 Tagen und 9 Stunden (Durchmesser 0,8 mm)** nach Balfour.

ak, ik äusseres, inneres Keimblatt. Der Schnitt zeigt den eigenthümlichen Character der oberen Schicht mit einer gewissen Anzahl abgeplatteter, oberflächlicher Zellen. Es ist etwa nur die Hälfte der ganzen Breite des Fruchthofes dargestellt.

---

[1]) Bei dieser Auffassung kann ich natürlich auch nicht einer Ansicht van Beneden's zustimmen, nach welcher die Gastrulabildung sich schon nach Ablauf der ersten Furchungsstadien vollziehen soll, indem er in der Anfangs soliden Zellenkugel Fig. 73 A die dunkleren und grösseren, central gelegenen Elemente (*hy*) als Entoderm und eine sie umhüllende Lage kleinerer und hellerer Zellen (*ep*) als Ektoderm, sowie eine kleine Lücke in diesem Ueberzug als Blastoporus (*bp*) deutet. Dagegen glaube ich, dass die Gastrulation in der auf Seite 111 angegebenen Weise erfolgt.

birnförmig wird. Er wird jetzt gewöhnlich als Area embryonalis oder als E m b r y o n a l f l e c k bezeichnet. Er besteht aus zwei durch einen deutlichen Spalt getrennten und von einander ablösbaren Keimblättern (Fig. 75). Von diesen ist das innere Keimblatt (*ik*) eine einzige Lage stark abgeplatteter Zellen. Das äussere Keimblatt (*ak*) dagegen ist erheblich dicker und aus zwei Zellenlagen zusammengesetzt, 1) aus einer tieferen Lage cubischer oder rundlicher, grösserer Elemente, und 2) aus einer oberflächlichen Lage vereinzelter, platter Zellen, die von Rauber zuerst genauer beschrieben worden sind und nach ihm als Rauber'sche S c h i c h t bezeichnet werden. Nach den Rändern des Embryonalflecks zu verdünnt sich das äussere Blatt, wird einschichtig und setzt sich in die abgeplatteten, grossen Elemente fort, die wir schon auf dem Keimblasenstadium den grössten Theil der Blasenwand haben allein bilden sehen. Das innere Keimblatt ist anfänglich nur an einem kleinen Theil der Blasenwand, am Embryonalfleck und in seiner nächsten Umgebung, entwickelt; es hört mit einem gezackten Rande frei auf; hier finden sich l o c k e r a n e i n a n d e r g r e n z e n d e, a m ö b o i d e Z e l l e n, die durch ihre Vermehrung und Ortsveränderung wohl das Weiterwachsthum des Blattes bedingen. Dieses breitet sich nämlich an älteren Eiern von dem Embryonalfleck nach dem entgegengesetzten Eipol langsam aus, wodurch nach und nach die ganze Keimblase zweiblätterig wird. Während dies geschieht, gehen auch Veränderungen an dem oval gewordenen und etwas vergrösserten Embryonalfleck vor sich. Die Rauber'sche Schicht verschwindet[1]) (Fig. 76), die unter ihr gelegenen, cubischen oder kugeligen Zellen sind cylindrisch geworden und schliessen noch dichter zusammen. Beide primären Keimblätter sind jetzt nur einschichtig.

Zur Illustration dieser Verhältnisse dienen die beiden umstehenden Figuren, welche ein 7 Tage altes Kaninchenei in zwei verschiedenen Ansichten darstellen. Bei B e t r a c h t u n g v o n o b e n (Fig. 77 *A*) ist der jetzt oval gewordene Embryonalfleck (*ag*) zu sehen. Er ist einzig und allein durch eine Verdickung des äusseren Keimblattes bedingt und bezeichnet die Stelle, an der die Zellen cylinderförmig sind, er entspricht insofern dem Embryonalschild der Reptilien- und Vogelembryonen und ist nicht zu verwechseln mit der Zellenplatte (Fig. 74),

ak ik

Fig. 76. **Querschnitt durch eine ovale Keimblase eines Kaninchens vom siebenten Tage. Länge des Fruchthofes ungefähr 1,2 mm, Breite desselben 0,86 mm.** Nach Balfour. Die in Fig. 75 dargestellten, abgeplatteten Zellen des äusseren Keimblattes *ak* sind nicht mehr vorhanden.

[1]) Ueber die Art und Weise, wie die Rauber'sche Schicht verschwindet, bestehen zwei Ansichten. Nach Balfour und Heape sollen sich die platten Zellen umbilden, cylindrisch werden und zwischen die Cylinderzellen einlagern, nach Kölliker dagegen sollen sie zerfallen und verschwinden.

die als Verdickung der einblätterigen Keimblase beschrieben wurde. Bei seitlicher Ansicht kann man drei Bezirke an der Keimblase unterscheiden: 1) den Embryonalfleck (*ag*), 2) einen die obere Hälfte der Blase einnehmenden und bis zur Linie *ge* reichenden Bezirk, in welchem die Wand noch zweiblätterig ist, aber die Zellen des äusseren und inneren Keimblattes stark abgeplattet sind, und einen dritten nach abwärts von der Linie *ge* gelegenen Abschnitt, wo die Blasenwand nur von dem äusseren Keimblatt gebildet wird.

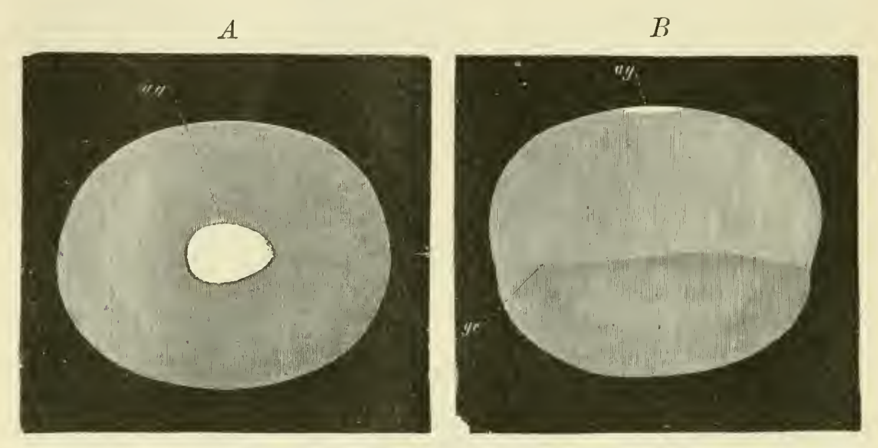


Fig. 77. **Keimblasen des Kaninchens von 7 Tagen ohne äussere Eihaut, Länge 4,4 mm,** nach KÖLLIKER. 10 mal vergrössert.
A von oben, B von der Seite gesehen.
ag Embryonalfleck (Area embryonalis); *ge* die Stelle, bis zu welcher die Keimblase doppelblätterig ist.

Es erhebt sich jetzt die wichtige Frage, in welcher Weise sich bei den Säugethieren die zweiblätterige aus der einblätterigen Anlage entwickelt. Nach der Kleinheit des Eies, nach dem Verlauf des Furchungsprocesses und nach der Beschaffenheit der Keimblase, die eine grosse, mit Flüssigkeit erfüllte Höhle einschliesst und nur von einer dünnen Zellenlage umgrenzt wird, liesse sich erwarten, dass die Gastrulabildung in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus vor sich gehen und die eine Hälfte der Blasenhaut gegen die andere zum Becher eingestülpt werden müsste. Das ist nun aber keineswegs der Fall. Vielmehr deuten alle bekannt gewordenen Erscheinungen darauf hin, dass die Eier der Säugethiere hinsichtlich ihrer Keimblattbildung sich mehr an die grossen, dotterreichen Eier der Reptilien und Vögel unmittelbar anschliessen.

Dieser Umstand, sowie auch noch manche andere Verhältnisse, die im zwölften Capitel ausführlicher besprochen werden sollen, lassen die Annahme als nothwendig erscheinen, dass die Säuger von Thieren abstammen, die grosse, dotterreiche Eier besessen haben und ovipar gewesen sind. Ihre Eier haben demnach aus später gleichfalls noch genauer zu erörternden Gründen ihren Dottergehalt zum grössten Theil wieder eingebüsst; sie sind nicht ursprünglich dotterarm, sondern sind erst nachträglich wieder dotterarm geworden; ihre Gastrulation kann daher auch nicht mehr nach dem ursprünglichen und einfachen Typus eines Amphioxuseies verlaufen.

Da unsere Erkenntniss der thatsächlichen Verhältnisse in Folge der schwierigen Herbeischaffung des Untersuchungsmaterials recht unvollständig ist, sei es mir gestattet im Anschluss an Keibel, an zwei schematischen Zeichnungen darzustellen, wie sich der Gastrulationsprocess beim Säugethierei muthmaasslich abspielen wird.

Das erste Schema (Fig. 78 *A*) zeigt uns den Beginn des Processes. An der Stelle der Keimblase, wo ihre Wand durch Anlagerung von Zellen verdickt ist, hat sich durch Einstülpung eine kleine Höhle mit einer Oeffnung nach aussen (Urmund) gebildet. Im zweiten Schema hat sich ein für die Gastrulabildung der Säugethiere besonders charakteristischer Vorgang vollzogen. Am Grund des Blindsacks sind die Zellen auseinandergewichen und haben sich seitwärts der Innenfläche der Keimblase angelagert. Der Blindsack hat sich gewissermaassen an seinem Grund geöffnet, so dass jetzt Urdarm und Keimblasenhöhle ohne Grenze in einander übergehen. Das innere Keimblatt (*ik*) hat dadurch einen freien Rand erhalten, mit dem es sich an der Innenfläche des äusseren Keimblattes allmählich ausbreitet, wie in Fig. 77 *B* dargestellt ist. Je mehr sein freier Rand sich später dem aboralen Pol der Keimblasenwand nähert, um so enger wird die von ihm umfasste Oeffnung, bis sie schliesslich durch Verwachsung ganz geschwunden ist. Dadurch ist nachträglich wieder ein vollständig geschlossener Gastrulasack hergestellt worden.

Fig. 78. **Schemata für die Gastrulation der Säuger abgeändert**, nach Keibel.
Material der ersten Gastrulationsphase: Darm und Dottersackentoderm. Material der zweiten Gastrulationsphase: Chorda und Mesoderm.

Der eigenthümliche Vorgang lässt sich an die Verhältnisse anschliessen, welche man bei den Selachiern, Reptilien und Vögeln beobachtet hat. Wenn hier die Einstülpung von der Sichelrinne aus eintritt, so schiebt sich das innere Keimblatt auch, gewissermaassen mit einem freien Rand auf der mit Dotterkernen versehenen Dottermasse entlang und überzieht diese daher nach der Urdarmhöhle zu nicht noch mit einem besonderen Zellenblatt. Würden wir uns daher bei den meroblastischen Eiern den Dotter geschwunden denken, so würde der Entodermsack der Gastrula ebenfalls keinen Boden besitzen; er zeigt ebenfalls längere Zeit einen freien Rand, mit welchem er die Dottermasse allmählich umwächst; auch hier schliesst sich endlich das Loch dem Embryo vis à vis an dem fälschlicher Weise sogenannten Dotterblastoporus.

Bei allen Wirbelthieren bleibt der Urmund in irgend einer Form noch auf späteren Stadien nachweisbar, so dass sich naturgemäss dem Forscher die Frage aufdrängt, wo in der Zeit nach seiner ersten Entstehung der Urmund im Säugethierkeim zu suchen ist. Zur Beantwortung dieser Frage mögen folgende Andeutungen dienen:

Wenn der Embryonalfleck ein birnförmiges Aussehen gewonnen hat (Fig, 79), so findet sich an seinem hinteren Ende eine etwas undurchsichtigere, weil verdicktere Stelle, welche KÖLLIKER als den Endwulst (*hw*) bezeichnet hat. Sie ist wohl der Trübung am hinteren Rande der Keimscheibe von Reptilien und Vögeln, wenn bei ihnen die Gastrulation begonnen hat, zu vergleichen.

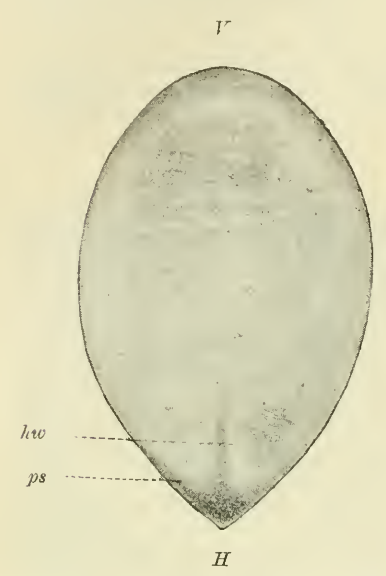


Fig. 79. **Birnförmiger Embryonalfleck eines Kanincheneies von 6 Tagen und 18 Stunden** nach KÖLLIKER.
ps kurzer Primitivstreifen, *hw* sichelförmiger Endwulst. *V*, *H* vorderes, hinteres Ende.

Auf diesem Stadium nun, auf welchem die Keimblase schon eine Strecke weit zweiblätterig geworden ist (Fig. 77), haben HEAPE beim Maulwurf, SELENKA beim Opossum und KEIBEL beim Kaninchen an einer Stelle des Embryonalflecks (wahrscheinlich in dem als Endwulst oben beschriebenen Theil) eine kleine Oeffnung (Fig. 80 *u*) nachgewiesen, welche möglicherweise als Urmund zu deuten ist. Hier hängen die beiden primären Keimblätter unter einander zusammen, sowie von hier und dem Primitivstreifen aus auch das mittlere Keimblatt seinen Ursprung nimmt. Von dieser Stelle aus, nehme ich an, hat sich schon auf einem noch früheren Stadium das untere Keimblatt durch Umschlag eines kleinen Bezirks der einblätterigen Keimblase (Fig. 74) entwickelt.

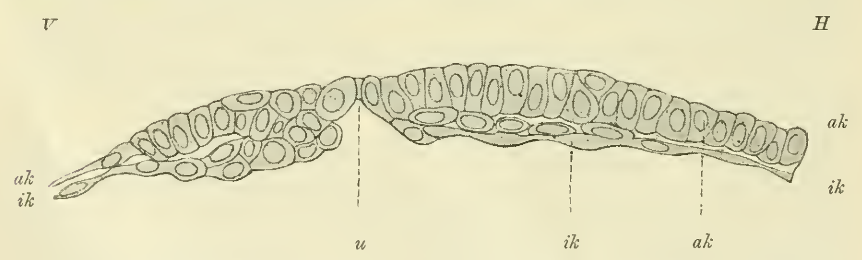


Fig. 80. **Medianschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfeies und zwar durch den Theil, in welchem sich der Primitivstreifen zu bilden begonnen hat** (nach HEAPE).
u Urmund; *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt. *V* vorderes, *H* hinteres Ende.

Auf noch späteren Stadien ist der HENSEN'sche Knoten und die Primitivrinne, von welchen Bildungen im nächsten Capitel noch ausführlicher gehandelt werden wird, als der Urmund des Säugethierkeims zu deuten.

SECHSTES CAPITEL.

Die Entwicklung der beiden mittleren Keimblätter und das Schicksal des Urmunds[1]. (Coelomtheorie und Urmundtheorie.)

1. Die Coelomtheorie.

Nach Ausbildung des Gastrulastadiums werden die Entwicklungsvorgänge immer complicirter, so dass sich das Augenmerk des Beobachters von jetzt ab auf eine Reihe von Veränderungen richten muss, die gleichzeitig an verschiedenen Stellen der Embryonalanlage ablaufen. Denn es finden jetzt Umbildungen sowohl durch Faltungen des inneren als auch des äusseren Keimblattes gleichzeitig statt, wodurch vier neue Hauptorgane des Wirbelthierkörpers hervorgerufen werden. Aus dem inneren primären Keimblatt entstehen: 1) die beiden mittleren Keimblätter, welche die Leibeshöhle zwischen sich einschliessen, 2) das Darmdrüsenblatt, welches den secundären Darm der Wirbelthiere auskleidet, 3) die Grundlage des Achsenskelets, die Chorda dorsalis oder Rückensaite. Gleichzeitig entwickelt sich aus dem äusseren Keimblatt als einziges Organsystem die Anlage des centralen Nervensystems. Da die vier Entwicklungsprocesse zum Theil auf das Unmittelbarste in einander greifen, kann ihre Betrachtung nicht aus einander gerissen werden.

Auch hier haben wir es wieder mit einer Aufgabe zu thun, welche zu den schwierigsten in der Embryologie der Wirbelthiere gehört, nämlich mit der Entwicklungsgeschichte der beiden mittleren Keimblätter. Trotz einer sehr umfangreichen Literatur, welche über das Thema entstanden ist, sind manche Verhältnisse, namentlich bei den höheren Wirbelthierclassen, noch nicht in allseitig befriedigender Weise aufgeklärt. Wir werden uns daher etwas eingehender mit diesem Gegenstand beschäftigen, der ebenso wie die Frage nach der Entstehung der beiden primären Keimblätter eine fundamentale Bedeutung für das Verständniss der Wirbelthierorganisation besitzt.

Die Darstellung des Folgenden wird uns wesentlich erleichtert werden, wenn wir uns an dieser Stelle einen kleinen Excurs in die

[1]) In den Figuren (82—109) sind die einzelnen Keimblätter verschieden dunkel schattirt, um ihre Beziehungen zu einander deutlicher zu machen. Am dunkelsten ist das mittlere Keimblatt gehalten.

Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen gestatten und einen Fall in das Auge fassen, in welchem sich die mittleren Keimblätter und die Leibeshöhle in einer ähnlichen, aber dabei leichter verständlichen und leichter zu untersuchenden Weise als bei den Wirbelthieren anlegen. Das Beispiel bietet uns die Entwicklung der Pfeilwürmer oder Chaetognathen, über welche Untersuchungen von KOWALEVSKY, BÜTSCHLI und mir erschienen sind.

Nach dem Furchungsprocess entsteht eine typische Keimblase, die sich nach einiger Zeit wieder in eine typische Gastrula umwandelt. Während sich diese in die Länge streckt, wachsen aus dem inneren Keimblatt am Grunde des Urdarms zwei Falten hervor, die sich in paralleler Richtung zu einander erheben (Fig. 81). Sie werden bald immer grösser, wobei ihr Ursprung auch auf die ventrale Wand der Larve übergreift. Von hier wachsen sie schliesslich einerseits bis zur

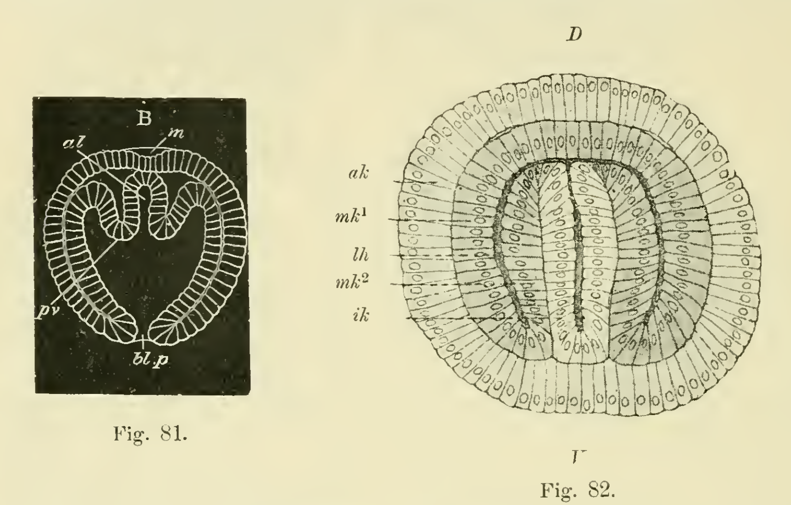


Fig. 81. Fig. 82.

Fig. 81. **Ein Entwicklungsstadium von Sagitta**, nach KOWALEVSKY, aus BALFOUR's Entwicklungsgeschichte. Optischer Längsdurchschnitt durch eine Gastrula mit beginnender Leibeshöhlenbildung.

m Mund, *al* Darmraum, *pv* Leibeshöhle, *bl.p* Urmund.

Fig. 82. **Optischer Querdurchschnitt durch eine Larve von Sagitta.** Der Urdarm ist durch zwei von der ventralen Wand (*V*) vorspringende Falten in den eigentlichen Darmraum und in die zwei seitlichen Leibesräume (*lh*), die dorsalwärts (*D*) noch unter einander communiciren, getrennt.

D dorsale Seite, *V* ventrale Seite. *ak*, *ik*, mk^1, mk^2 äusseres, inneres Keimblatt; parietales und viscerales Mittelblatt; *lh* Leibeshöhle.

dorsalen Wand, anderseits bis zum Urmund mit ihren freien Rändern vor (Fig. 82) und zerlegen somit den Urdarm vollständig in einen mittleren und zwei seitliche Räume (*lh*), die eine Zeit lang sowohl nach dem Urmund zu als auch am späteren Rücken (*D*) des Embryo zusammenhängen. Nach kurzer Zeit hört auch dieser Zusammenhang auf; der Urmund wächst zu, und die Faltenränder verlöthen mit den angrenzenden Flächen des Urdarms. Von den drei Räumen wird der mittlere zum bleibenden Darmrohr, die beiden seitlichen (*lh*) werden zu den zwei den Darm von der Rumpfwand trennenden Leibessäcken. Sie führen passender Weise den Namen der Darmleibessäcke oder Enterocoele, da sie durch Abschnürung vom Urdarm abstammen

und sich genetisch von anderen Hohlraumbildungen unterscheiden, die bei anderen Thieren zwischen Darm- und Rumpfwand durch einfache Spaltung entstehen und Spaltleibeshöhle oder Schizocoele heissen.

Durch den Einfaltungsprocess hat sich bei den Larven der Pfeilwürmer die Anzahl der Keimblätter von zwei auf drei erhöht. Das primäre innere Keimblatt ist dadurch zerlegt worden 1) in eine Zellenschicht (*ik*), welche das Darmrohr auskleidet, und 2) in eine Zellenschicht, welche zur Umhüllung der zwei Leibeshöhlen dient (mk^1 und mk^2). Die erstere bezeichnet man als secundäres inneres Keimblatt oder als Darmdrüsenblatt, die zweite als das mittlere Keimblatt (Mesoblast). Letzteres grenzt mit einem Theil an das äussere Keimblatt, mit einem anderen Theil an das Darmrohr an und wird hiernach noch weiter in das parietale (mk^1) und in das viscerale Blatt (mk^2) des Mesoblasts eingetheilt. Das erstere kann man auch kurzweg das parietale (mk^1), das letztere das viscerale Mittelblatt (mk^2) nennen. Anstatt von einem kann man daher auch von zwei mittleren Keimblättern sprechen, wodurch natürlich die Gesammtzahl der Blätter von 3 auf 4 erhöht wird.

Bezüglich des weiteren Entwicklungsganges sei noch hervorgehoben, dass, während die Larve sich zu einem wurmförmigen Körper in die Länge streckt, die beiden Leibessäcke (Fig. 83, *lh*) sich rascher vergrössern und ausdehnen als das dazwischen gelegene Darmrohr (*dh*); sie drängen es daher überall von der Rumpfwand ab und umwachsen es von oben und unten, so dass jetzt ihre dünnen Wandungen oder die mittleren Keimblätter eine Strecke weit unmittelbar oberhalb und unterhalb des Darms zusammentreffen und unter einander verschmelzen. Dadurch bilden sich zwei zarte Häutchen, ein dorsales (*dM*) und ein ventrales (*vM*) Mesenterium, durch welche das Darmrohr an die Rücken- und an die Bauchwand des Rumpfes befestigt wird.

Fig. 83. **Schematischer Durchschnitt durch eine junge Sagitta.**
dM, *vM* dorsales, ventrales Mesenterium. *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle. *ak*, *ik*, mk^1, mk^2 äusseres, inneres, mittleres Keimblatt (parietales und viscerales Mittelblatt).

Sehr ähnliche Vorgänge wie bei den Pfeilwürmern vollziehen sich nun auch in der Entwicklung der Wirbelthiere, sind aber bei ihnen noch mit der Entwicklung des Nervenrohres und der Chorda dorsalis combinirt. Bei der Darstellung werden wir wie im vorigen Abschnitt, der über die Bildung der Gastrula handelte, verfahren und die Processe, die beim Amphioxus, bei den Amphibien, bei den Selachiern, Vögeln und Säugethieren etwas verschieden sind, für sich gesondert besprechen.

Sehr lehrreich ist die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus. Die Gastrula streckt sich in die Länge; der nach oben gewandte Urmund wird dabei zu einem langen Spalt, der sich allmählich von vorn nach hinten zu schliessen beginnt, wie des Genaueren am Schluss dieses Capitels erörtert werden wird. Nur am zukünftigen, hinteren Ende des wurmförmigen Körpers bleibt ein kleiner Rest als Oeffnung erhalten (Fig. 84 *cn*). Durch den Verschluss des Urmunds ist die Rückenseite des embryonalen Körpers entstanden;

sie flacht sich etwas ab; in ihrem Bereich nehmen die Zellen an Höhe zu, werden cylindrisch und bilden die Medullar- oder Nervenplatte (Fig. 85 *mp*). Indem letztere sich ein wenig einfaltet, entsteht eine Medullarrinne, welche die Decke des Urdarms als Leiste (*ch*) nach abwärts drängt. Hierauf findet an den Stellen, wo die verdickte Medullarplatte an den kleinzelligen Theil des äusseren Keimblattes oder an das Hornblatt (*hb*) angrenzt, eine Continuitätstrennung statt, und es wächst nun das Hornblatt von beiden Seiten über die gekrümmte Nervenplatte herüber, bis seine beiden Hälften sich in der Mittellinie treffen und verschmelzen. So entsteht am Rücken des Embryo (Fig. 87) ein Canal, dessen untere Wand von der gekrümmten Medullarplatte (*mp*), dessen obere Wand von der darüber gewachsenen Epidermis (*ak*) hergestellt wird. Erst auf einem späteren Stadium wandelt sich beim Amphioxus die unter der Epidermis gelegene Medullarplatte, indem ihre Ränder sich zusammenneigen und verwachsen, zu einem Nervenrohr um (Fig. 88 *n*). Die sich differenzirende Anlage des Nervensystems erstreckt sich soweit auf das hintere Ende des Embryo, dass der hier gelegene Rest des Urmundes noch in ihr Bereich fällt und bei dem Verschluss des Nervenrohres in das Ende desselben mit aufgenommen wird. Auf diese Weise geschieht es, dass jetzt Nervenrohr und Darmrohr, wie zuerst KOWALEVSKI beobachtet hat, am hinteren Ende des Embryo continuirlich durch Vermittlung des Urmunds in einander übergehen (Fig. 84 *cn*). Beide zusammen bilden einen aus zwei Schenkeln bestehenden Canal, dessen Form sich einem Heber vergleichen lässt.

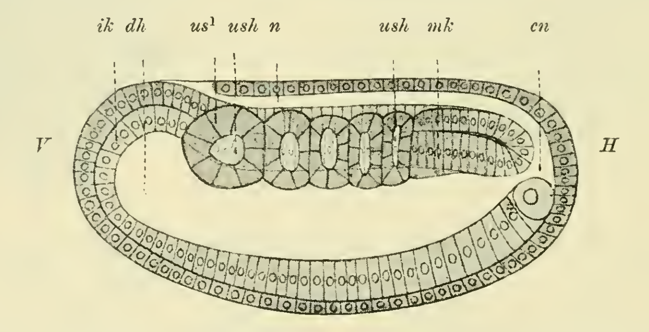


Fig. 84. **Optischer Längsschnitt durch einen Amphioxusembryo mit fünf Ursegmenten,** nach HATSCHEK.

V vorderes, *H* hinteres Ende, *ik*, *mk* inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *us*¹ erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle.

Der obere, das Nervenrohr darstellende Schenkel mündet am vorderen Ende eine Zeit lang nach aussen. Die Umbiegungsstelle der beiden Schenkel des Hebers oder der Urmundtheil, welcher die Verbindung zwischen Nervenrohr und Darmrohr vermittelt, heisst Canalis neurentericus (Fig. 84 *cn*), eine Bildung, welche uns auch in der Entwicklung der übrigen Wirbelthiere wieder begegnen wird.

Mit dem Nervenrohr entwickeln sich gleichzeitig die beiden mittleren Keimblätter und die Chorda dorsalis (Fig. 85 u. 86). Am vorderen Ende des Embryo entstehen an der Decke des Urdarms dicht bei einander zwei kleine Ausstülpungen, die Leibessäcke (*mk*), welche zu beiden Seiten der gekrümmten Medullarrinne nach oben und

seitwärts wachsen. Sie vergrössern sich langsam, dadurch, dass sich der Ausstülpungsprocess vom vorderen auf das hintere Ende der Larve fortsetzt und schliesslich den Urmund erreicht. Die zwischen ihnen befindliche, schmale, sie trennende, von den 2 Sternen * begrenzte Strecke der Urdarmwandung, welche unter der Mitte der Medullarrinne gelegen ist, stellt die Anlage der Chorda (*ch*) dar.

Das primäre innere Keimblatt hat sich also jetzt in 4 verschiedene Theile gesondert: 1) in die Chordaanlage (*ch*), 2) und 3) in die Zellen (*mk*), welche die beiden Leibessäcke (*lh*) auskleiden und das mittlere Keimblatt darstellen, und 4) in den übrig bleibenden Theil, welcher, zur Umgrenzung des späteren Darms (*dh*) bestimmt, nunmehr als Darmdrüsenblatt (*ik*) zu bezeichnen ist.

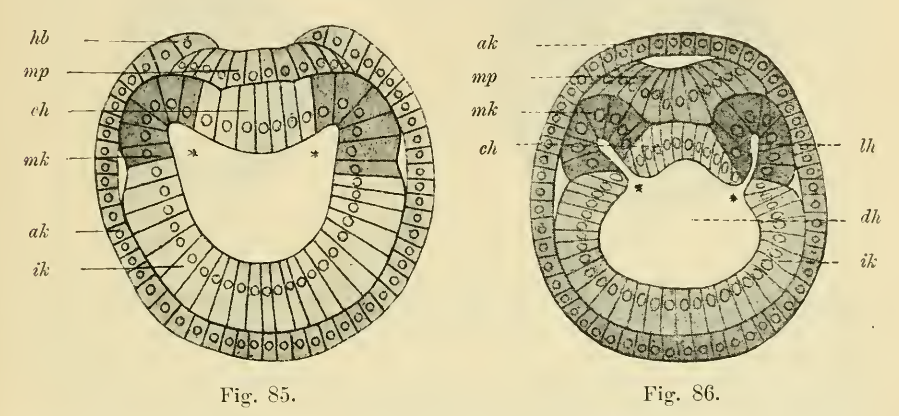


Fig. 85. Fig. 86.

Fig. 85. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, bei welchem sich das erste Ursegment bildet.** Nach Hatschek.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *hb* Hornblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, * Ausstülpung der Urdarmhöhle.

Fig. 86. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo, an welchem das fünfte Ursegment in Bildung begriffen ist.** Nach Hatschek.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Die sich anschliessenden Entwicklungsprocesse haben den Zweck, die noch zusammenhängenden Theile durch Abschnürung und Verwachsung von einander zu isoliren und gesonderte Hohlräume zu bilden. Die Abschnürungsprocesse beginnen am vorderen Ende des Embryo und setzen sich von hier nach dem Urmund fort (Fig. 86. 87). Zuerst vertiefen sich die Leibessäcke (Fig. 86 *lh*) und verlieren den Zusammenhang mit dem übrigen Hohlraum (*dh*), indem sich die ihren Eingang begrenzenden Zellen dicht aneinanderlegen (Fig. 87). Dadurch grenzt der Rand des Darmdrüsenblattes (*ik*) unmittelbar an den Rand der Chordaanlage (*ch*). Letztere ist mittlerweile auch Veränderungen eingegangen; die plattenförmige Anlage hat sich durch Erhebung ihrer Seitenränder so gekrümmt, dass eine tiefe, nach abwärts geöffnete Chordarinne entstanden ist. Später legen sich die Seitenwände der Rinne dicht an einander und gehen in einen soliden Zellenstab über, der vorübergehend die Decke des secundären Darms verschliessen hilft und als eine leistenartige Verdickung desselben erscheint. Dann trennt sich

(Fig. 88) der Zellenstab (*ch*) von der Darmanlage ab; diese schliesst sich jetzt erst vollständig zu einem Rohre, indem ihre in Fig. 86 mit einem Stern * bezeichneten Ränder unter der Chorda einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen.

Das Endresultat aller dieser Vorgänge zeigt uns der Querschnitt Fig. 88: der ursprünglich vorhandene Urdarm hat sich in drei Räume gesondert, in den ventral gelegenen, bleibenden Darm (*dh*) und in die dorsal- und lateralwärts von ihm befindlichen, sich mehr und mehr vergrössernden beiden Leibessäcke (*lh*). Zwischen diese hat sich noch die

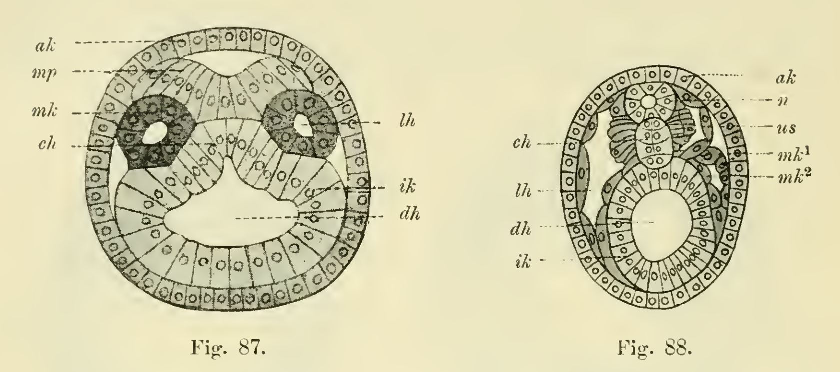


Fig. 87. Fig. 88.

Fig. 87. **Querschnitt durch einen Amphioxus-Embryo mit fünf wohl ausgebildeten Ursegmenten**, nach Hatschek.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *mp* Medullarplatte, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 88. **Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxus-Embryo mit 11 Ursegmenten**, nach Hatschek.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr *us* Ursegment, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

Chorda (*ch*) eingeschoben, an welche unten der Darm, oben das Nervenrohr (*n*) angrenzt. Die durch Abschnürung vom Urdarm sich sondernden Zellen, die in den Figuren 85, 86, 87 und 88 dunkler schattirt sind und die Leibeshöhle (*lh*) einschliessen, bilden das mittlere Keimblatt (*mk*). Sein dem äusseren Keimblatt anliegender Theil (Fig. 88) lässt sich als das parietale Mittelblatt (mk^1), sein an Nervenrohr, Chorda und Darm angrenzender Theil als das viscerale Mittelblatt (mk^2) unterscheiden.

Da der eben dargestellte Sonderungsprocess, wie schon erwähnt wurde, am vorderen Ende des Embryo beginnt und von hier sich Schritt für Schritt nach dem hinteren Ende langsam ausbreitet, kann man bei Durchmusterung einer Serie von Schnitten die verschiedenen Umbildungsstadien an ein und demselben Objecte verfolgen.

Bei der Beschreibung habe ich die Verhältnisse so dargestellt, als ob zwei einfache Leibessäcke zu beiden Seiten des Darmrohres beim Amphioxus entstanden seien. Indessen sind die Vorgänge complicirter, da beim Embryo (Fig. 86) die Leibessäcke, während sie sich nach hinten vergrössern, in ihrem vorderen Abschnitt bereits weitere Veränderungen erleiden und durch abermalige Einfaltungen in einzelne, hinter einander gelegene Abtheilungen, in die Ursegmente (*us*), zerfallen. Ich begnüge mich mit diesem Hinweise, da ich aus didac-

tischen Gründen auf die Entwicklung der Ursegmente erst in einem folgenden Capitel eingehen werde.

Während beim Amphioxus lanceolatus kein Zweifel darüber besteht, dass sich das die Leibeshöhle einschliessende, mittlere Keimblatt durch Aussackung der Wandung des Urdarms anlegt, gehen die Ansichten über seine Entstehung bei den übrigen Wirbelthieren noch sehr aus einander. Es rührt dies daher, dass einmal die Untersuchung, die nur an Schnittserien vorgenommen werden kann, mit erheblichen technischen Schwierigkeiten verbunden ist, und dass zweitens wegen des grösseren Dotterreichthums der Eier die Verhältnisse etwas abgeändert sind und weniger klare und verständliche Bilder liefern. Wo beim Amphioxus in der Gastrula ein weiter Hohlraum vorhanden ist, sehen wir bei den übrigen Wirbelthieren sich ein massiges Dottermaterial anhäufen und den Urdarm mehr oder minder vollständig ausfüllen. Daher bilden sich auch hier zur Erzeugung der Leibeshöhle keine hohlen Aussackungen, sondern solide Zellenwucherungen, indem die parietale und die viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes mit den Flächen, welche beim Amphioxus die Leibeshöhle begrenzen, am Anfange der Entwicklung fest zusammengedrückt sind und erst auf ziemlich späten Stadien aus einander weichen. Um uns das Verständniss der etwas verschiedenartigen Bilder, welche die Untersuchung der einzelnen Wirbelthierclassen ergiebt, zu erleichtern, sei zunächst an zwei schematischen Zeichnungen beschrieben, wie sich die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle nach einer von mir vorgenommenen Untersuchungsreihe bei den Wirbelthieren vollziehen würde.

Das eine Schema (Fig. 89) stellt einen Querschnitt durch den Bezirk des embryonalen Rückens dar, der sich durch Verschluss des vorderen

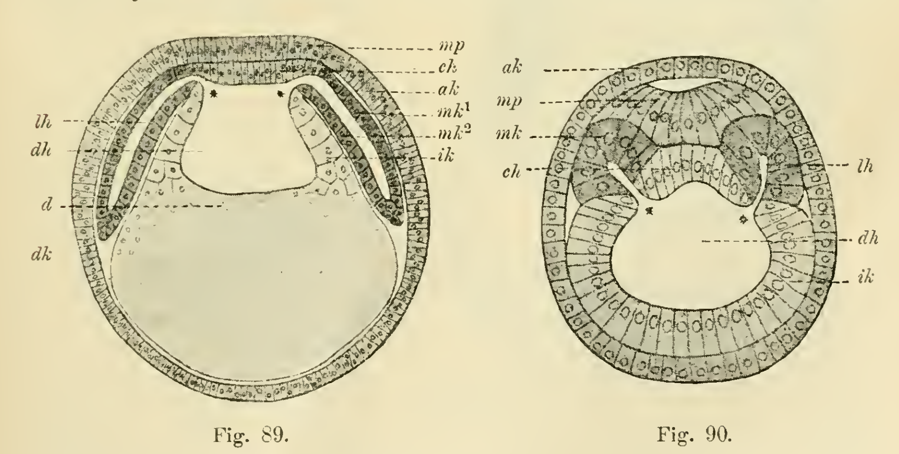


Fig. 89. Fig. 90.

Fig. 89. **Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbelthieren.**

Querschnitt durch einen Embryo vor dem Urmund.

mp Medullarplatte, *ch* Chordaanlage, *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *d* Dottermasse, *dk* Dotterkerne, *dh* Darmhöhle, *lh* Leibeshöhle.

Fig. 90. **Querschnitt von einem Amphioxus-Embryo.** Siehe Erklärung Fig. 86.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt. *ch* Chorda, *n* Nervenrohr.

Theils des Urmunds gebildet hat. (Siehe Seite 115 u. 145.) Es zeigt uns das innere Keimblatt (*ik*) an der ventralen Seite durch Einlagerung von Dotter (*d*) in erheblicher Weise verdickt, so dass die Urdarmhöhle auf einen kleinen Raum (*dh*) eingeengt ist. An der Decke des Urdarms liegt eine einfache Schicht von Zellen (*ch*), die sich durch ihre cylindrische Gestalt auszeichnen, die Anlage der Chorda. Zu ihren beiden Seiten hat das innere Keimblatt zwei Ausstülpungen, die beiden Leibessäcke (*lh*), entwickelt, die zwischen der Dottermasse und dem äusseren Keimblatt eine Strecke weit nach abwärts gewachsen sind. Ihre Wand (mk^1 und mk^2) wird von kleinen, cubischen oder polygonalen, im Schema dunkler schattirten Elementen zusammengesetzt. Der Urdarm ist durch die zwei Urdarmfalten * deutlich in einen unter der Chordaanlage gelegenen, mittleren oder eigentlichen Darmraum (*dh*) und in die beiden engen Leibessäcke (*lh*) gesondert, die mit ersterem nur links und rechts von der Chordaanlage durch einen schmalen Spalt * zusammenhängen. Das Bild ist leicht auf den nebenstehenden Querschnitt durch einen Amphioxusembryo (Fig. 90) zurückzuführen, wenn wir uns bei ihm an der ventralen Seite das einfache Epithel durch Dotteransammlung verdickt und die beiden kleinen Leibessäcke eine Strecke weit nach abwärts zwischen Dottermasse und äusseres Keimblatt hineingewachsen denken.

Auf dem zweiten schematischen Durchschnitt durch den offen gebliebenen Rest des Urmundes (Fig. 91) ist der Urdarm (*ud*) so gut wie ganz durch Dottermasse (*d*) ausgefüllt. Die in dem ersten Schema beschriebenen Leibessäcke (*lh*) sind auch hier zu sehen, wie sie sich zwischen Dotter und äusserem Keimblatt nach abwärts hineinschieben. Ihre Begrenzungsflächen sind kleinzellig, und schlägt sich das mittlere parietale Blatt (mk^1) am Urmund in das äussere Keimblatt um, während das mittlere viscerale Blatt (mk^2) sich in die Dottermasse oder das innere Keimblatt fortsetzt.

Fig. 91. **Schema für die Entwicklung der mittleren Keimblätter und der Leibeshöhle bei den Wirbelthieren.**

Querschnitt durch den Urmund eines Embryo.

u Urmund, *ud* Urdarm, *lh* Leibeshöhle, *d* Dotter, *ak* äusseres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes.

Wenn bei den Wirbelthieren die Verhältnisse so, wie es durch die beiden Schemata zum Ausdruck gebracht ist, liegen würden, so könnte es bei ihnen ebensowenig wie beim Amphioxus länger zweifelhaft sein, dass sich die Leibeshöhle aus zwei Ausstülpungen des Urdarms entwickelt, und dass ihre Wandungen die beiden mittleren Keimblätter sind. Nun bietet uns aber kein einziges Wirbelthier einen so deutlichen und überzeugenden Befund dar. Die Deutlichkeit ist vor allen Dingen überall dadurch herabgesetzt, dass *die als Leibessäcke zu deutenden Theile am Anfang ihrer Entstehung keine Hohlräume mehr umschliessen*, da ihre Wände in Folge der den

Raum für sich beanspruchenden, grösseren Dotteransammlung fest zusammengepresst sind. Wir finden daher an Stelle der im Schema dargestellten Leibessäcke solide Zellenmassen vor, für welche es festzustellen gilt, dass sie den ersteren ihrer Lage und Entwicklung nach entsprechen.

Um zu sehen, welche Bilder in Folge eines Schwundes der Leibeshöhle entstehen würden, wollen wir uns in den beiden Schemata das parietale und das viscerale Blatt der Leibessäcke fest aufeinandergepresst denken. Im ersten Schema (Fig. 89) würden wir dann eine mehrschichtige Zellenmasse erhalten, die überall von den beiden primären Keimblättern, zwischen welche sie hineingewachsen ist, deutlich getrennt ist mit Ausnahme der mit einem Stern bezeichneten Stelle, welche den Eingang zu dem Leibessack oder die wichtige Gegend bezeichnet, von welcher aus die Ausstülpung oder die Hervorwucherung des mittleren aus dem inneren Keimblatt erfolgt ist. Hier hängt die Zellenmasse einerseits mit der Chordaanlage, anderseits mit dem Darmdrüsenblatt zusammen. Im zweiten Schema (Fig. 91) würden wir ebenfalls die mehrschichtige Zellenmasse überall isolirt sehen, bis auf die Umgebung des Urmundes, wo ein Uebergang sowohl in das äussere, als in das innere Keimblatt stattfindet. Wenn wir uns hier noch ausserdem vorstellen würden, dass die beiden Urmundlippen von links und rechts zusammengedrückt sind, so würden wir in der Mitte des Durchschnitts eine dicke, mehrschichtige Zellenmasse erhalten, die sich beiderseits in die drei Keimblätter sondert, oder mit anderen Worten: am Urmund stossen bei Verklebung desselben alle drei Keimblätter in einer einzigen Zellenmasse zusammen.

Die vergleichende Embryologie kann nun in der That den Nachweis führen, dass ähnliche Bilder, wie wir sie durch Veränderungen der

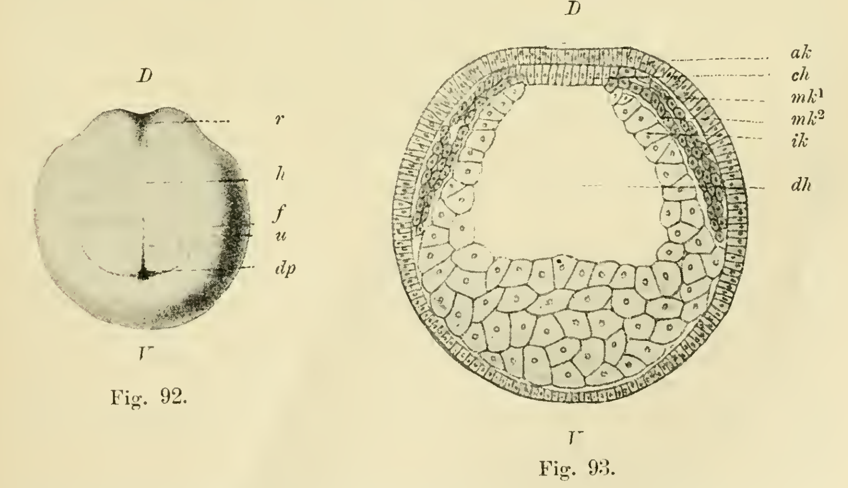


Fig. 92. Fig. 93.

Fig. 92. **Ei von Triton mit deutlich entwickelter Rückenrinne, vom Urmund aus gesehen,** 53 Stunden nach künstlicher Befruchtung.

D, *V* dorsale, ventrale Gegend, *u* Urmund, *h* Höcker zwischen Urmund und Rückenrinne (*r*), *f* halbkreisförmige Furche, welche das Urmundfeld einschliesst, *dp* Dotterpfropf.

Fig. 93. **Querschnitt durch ein Ei von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.**

ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *ch* Chorda, *dh* Darmhöhle, *D*, *V* dorsal, ventral.

Schemata hervorgerufen haben, bei Untersuchung der einzelnen Wirbelthierclassen gewonnen werden. Zu dem Zwecke müssen wir Querschnitte durch drei verschiedene Gegenden des Embryo anfertigen: 1) durch die Gegend vor dem Urmund, 2) durch den Urmund selbst und 3) nach rückwärts von ihm. Am meisten tritt die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Amphibien hervor, unter denen wieder die Tritonen die lehrreichsten Objekte liefern.

Wenn bei den Tritonen die Gastrulaeinstülpung unter Verdrängung der Furchungshöhle vollständig beendet ist, streckt sich der Embryo ein wenig; die spätere Rückenfläche (Fig. 92 *D*) plattet sich ab und lässt eine seichte Rinne (*r*) hervortreten, die sich vom vorderen zum hinteren Ende bis nahe an den Urmund (*u*) ausdehnt. Dieser hat jetzt die Form eines Längsspaltes angenommen. Ein vor dem Urmund durch die Mitte des Embryo geführter Querschnitt (Fig. 93) entspricht in jeder Beziehung unserem ersten Schema (Fig. 89), wenn wir uns an diesem die Leibeshöhle geschwunden denken. Das äussere Keimblatt (*ak*) besteht aus einer einfachen Schicht von Zellen, die am Rücken cylindrisch sind und ventralwärts niedriger werden. Die im Innern eingeschlossenen Zellen zeigen sich in dreifach verschiedener Weise differenzirt und wandeln sich demgemäss auch später in drei verschiedene Organe, in Chorda, Darmdrüsenblatt und mittleres Keimblatt um. Erstens findet sich an der Decke des Urdarms (*dh*) unter der Rückenrinne bis nahe zum Urmund ein schmaler Streifen hoher cylindrischer Zellen (*ch*); er entspricht in jeder Beziehung der Chordaanlage in unserem Schema (Fig. 89 *ch*) und in dem Querschnitt durch den Amphioxus (Fig. 85, 86 *ch*). Zweitens grenzen jederseits an die Chordaanlage zwei Streifen (mk^1, mk^2) kleiner, ovaler Zellen, die etwa bis in die Mitte der Seitengegend des Embryo herabreichen. An der Begrenzung des Urdarms nehmen sie nicht Theil, da ihnen von innen eine dritte Art von grossen, dotterreichen Zellen (*ik*) auflagert. Diese beginnen am Rande der Chordaanlage in einfacher Schicht, werden weiter nach abwärts zwei Lagen stark und gehen so in die voluminösere Ansammlung von Dotterzellen über, welche bei allen Amphibienembryonen die Bauchseite einnimmt und die Gastrulahöhle einengt. Sie entsprechen, wenn wir in unserem Vergleiche fortfahren, dem Darmdrüsenblatt, während die kleinzelligen Massen, die von den Seitenrändern der Chordaanlage aus sich zwischen Darmdrüsenblatt und äusseres Keimblatt hineingeschoben haben, den Zellen zu vergleichen sind, welche beim Amphioxus und in unserem Schema die Wand der Leibessäcke oder das mittlere Keimblatt bilden. Es ist daher der Schluss gerechtfertigt und sehr nahe liegend, dass bei Triton die beiden mittleren Keimblätter im vorderen Bereich des embryonalen Körpers durch einen Ausstülpungsprocess zu beiden Seiten der Chordaanlage, wie beim Amphioxus, entstanden sind, nur dass in dem einen Falle die ausgestülpte Zellenmasse einen Hohlraum, im anderen Falle keinen solchen einschliesst.

Ein Querschnitt durch den Urmund des Tritonembryo (Fig. 94) ist unserem zweiten Schema (Fig. 91) zu vergleichen. Den hohlen Leibessäcken des letzteren entsprechen die soliden Zellenstreifen, welche die Anlagen des mittleren Keimblattes sind. In der Nähe des Urmundes (*u*) spalten sie sich in zwei Lamellen. Die äussere Lamelle (mk^1) geht, wie in unserem Schema, in das innere Blatt der Urmundlippe über und schlägt sich am Rande derselben in das äussere Keimblatt (*ak*) um;

die innere Lamelle (*mk*²) dagegen hängt mit der Masse der Dotterzellen (*dz*) zusammen, die sich wie ein Wall vor den Urmund legt und als Rusconi'scher Dotterpfropf (*dp*) in ihn hineinragt.

Nach rückwärts vom Urmund breitet sich das mittlere Keimblatt noch eine Strecke weit aus, aber hier als eine einzige, zusammenhängende Masse.

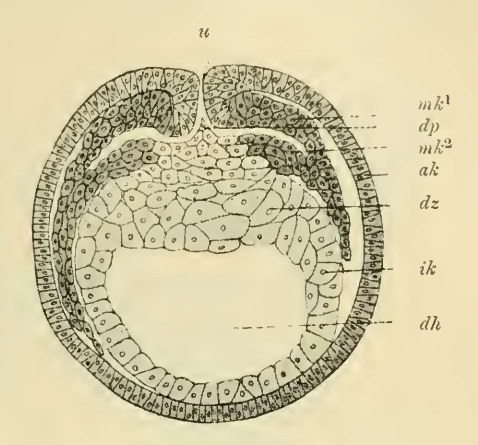


Fig. 94. **Querschnitt durch den Urmund eines Eies von Triton mit schwach ausgeprägter Rückenrinne.** *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk*¹, *mk*² parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *u* Urmund, *dz* Dotterzellen, *dp* Dotterpfropf, *dh* Darmhöhle.

Nach den Gegenden, in welchen das mittlere Keimblatt mit dem Darmdrüsenblatt längere Zeit zusammenhängt, wie uns die Geschichte seiner ersten Entstehung gelehrt hat, können wir es in zwei Abschnitte zerlegen und den Theil, der zu beiden Seiten der Chorda liegt, als gastralen Mesoblast, sowie den um den Urmund herum gelegenen Theil als peristomalen Mesoblast (Rabl) bezeichnen.

Die weitere Entwicklung der Mesoderm-, Chorda- und Darmanlage, welche sich an den Stellen, wo jetzt noch ein Zusammenhang besteht, später vollständig von einander sondern, lässt die Uebereinstimmung mit den beim Amphioxus erhaltenen Befunden noch schärfer hervortreten. Der Sonderungsprocess wird zunächst dadurch eingeleitet, dass sich die Chordaplatte einkrümmt und zur Chordarinne wird (Fig. 95 *A*, *ch*). Indem sie sich hierbei an ihren Rändern continuirlich in die parietale Lage des mittleren Keimblattes (*mk*¹) fortsetzt, entstehen an der Decke des Urdarms die beiden kleinen Chordafalten, welche die Rinne zwischen sich fassen. Mit ihren freien Rändern stossen sie dicht an den Umschlagsrand, an welchem die viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes (*mk*²) in das Darmdrüsenblatt (*ik*) umbiegt und die Urdarmfalte bildet.

Auf einem nächstfolgenden Stadium (Fig. 95 *B*), in welchem sich die verdickte, aus langen Cylinderzellen bestehende Medullarplatte deutlich von den kleiner gewordenen, cubischen Elementen des Hornblattes absetzt, beginnt sich das mittlere Keimblatt an der Einstülpungsstelle von seiner Umgebung abzuschnüren; die parietale Lamelle löst sich von der Chordaanlage, desgleichen die viscerale Lamelle vom Darmdrüsenblatt ab, und beide verschmelzen hierauf mit ihren abgelösten Rändern unter einander. Durch diesen Vorgang ist die Anlage des Leibessackes oder des mittleren Keimblattes nach allen Seiten eine in sich abgeschlossene und von der Umgebung getrennte. Gleichzeitig haben sich Darmdrüsenblatt (*ik*) und Chordaanlage (*ch*) mit ihren freien Rändern an einander gelegt, so dass letztere wie eine Verdickung des ersteren erscheint und noch eine Zeit lang an der oberen Begrenzung des Darms theilnimmt. Dies ändert sich durch einen zweiten Sonderungsprocess.

Die zu einem soliden Stab umgebildete Chordaanlage wird nach und nach von der Begrenzung des Darmes ausgeschlossen (Fig. 95 *C*), dadurch, dass unter ihr die aus grossen Dotterzellen zusammengesetzten Hälften des Darmdrüsenblattes (*ik*) einander entgegenwachsen und in einer medianen Naht verschmelzen.

Schluss des bleibenden Darms an der Rückenseite, Abschnürung der beiden Leibessäcke vom inneren Keimblatt und Entstehung der Chorda dorsalis sind somit bei den Amphibien wie beim Amphioxus Processe, die auf das Innigste in einander greifen. Auch hier beginnt die Abschnürung der genannten Theile am Kopfende des

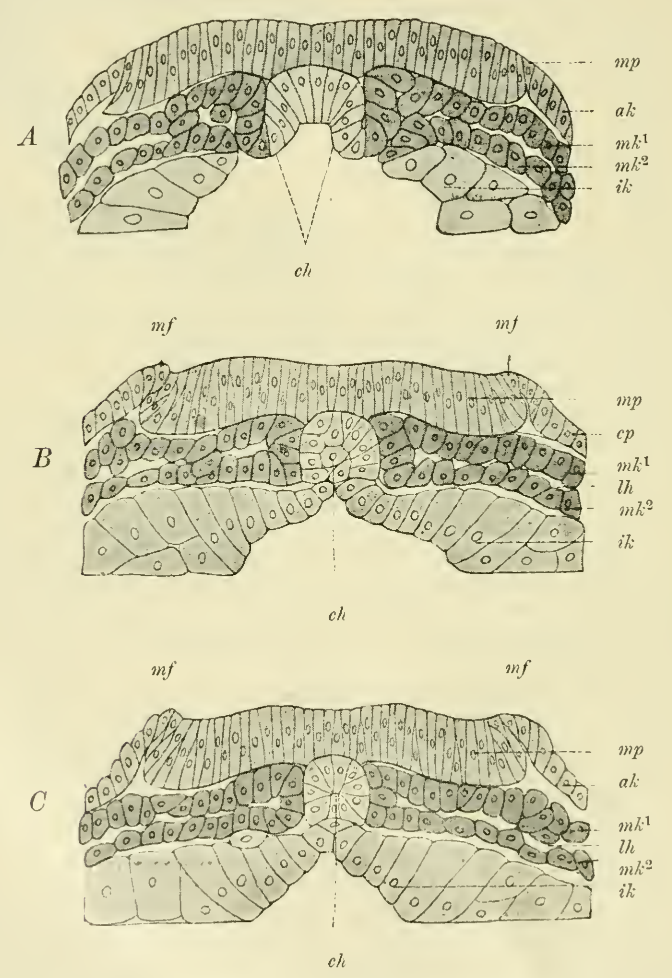


Fig. 95. **Drei Querschnitte aus einer Schnittserie durch ein Ei, an welchem die Medullarwülste hervorzutreten beginnen.** Die Schnitte illustriren die Entwicklung der Chorda aus der Chordaanlage und die Abschnürung der beiden Hälften des mittleren Keimblattes.

ak, *ik*, mk^1, mk^2 wie oben, *mp* Medullarplatte, *mf* Medullarfalten, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle.

Embryo und schreitet langsam nach hinten fort, wo noch lange Zeit eine Neubildungszone bestehen bleibt, durch deren Vermittlung das Längenwachsthum des Körpers bewirkt wird. Hierauf tritt bald der Zeitpunkt ein, auf welchem bei den Embryonen der Tritonen die Leibeshöhle sichtbar wird. Denn nachdem die Abschnürung der oben namhaft gemachten Organe vollendet ist, weichen die beiden mittleren Keimblätter am Kopfende des Embryo und zu beiden Seiten der Chorda aus einander und lassen eine linke und eine rechte Leibeshöhle (Enterocoel) hervortreten, welche nach meiner Auffassung nur wegen der innigen, gegenseitigen Berührung ihrer Wandungen auf den vorhergehenden Stadien nicht zu erkennen war.

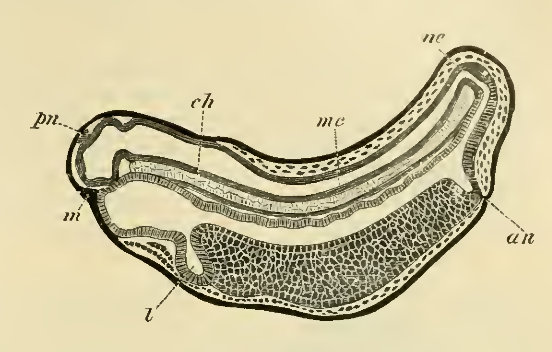


Fig. 96. **Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator** (nach Götte). *m* Mund, *an* After, *l* Leber, *ne* Canalis neurentericus, *mc* Medullarrohr, *ch* Chorda, *pn* Zirbeldrüse.

Mittlerweile hat sich auch die Medullarplatte durch den schon früher beschriebenen Faltungsprocess in das unter der Epidermis befindliche Nervenrohr (Fig. 96 *mc*) umgebildet. Da dieses später den Urmund umwächst und vermittelst desselben mit dem Darmrohr in Zusammenhang steht, wie der vorstehende Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator auf das Deutlichste lehrt, findet sich eine dem Canalis neurentericus des Amphioxus (vergl. Fig. 84 *cn*) entsprechende Bildung (Fig. 96 *ne*) auch bei den Amphibien.

Tiefer greifenden Unterschieden in der Entwicklung des mittleren Keimblattes begegnen wir bei den mit reicherem Nahrungsdotter ausgestatteten und sich partiell furchenden Eiern der Fische, Reptilien und Vögel, sowie bei den Eiern der Säugethiere. Doch stellen sich auch hier die Verschiedenheiten als nebensächlicher Art heraus, während in den Hauptpunkten sich die Einheit des Entwicklungsprocesses für alle Wirbelthiere um so mehr hat nachweisen lassen, je genauer die einzelnen Stadien mit verbesserten Methoden untersucht worden sind.

Bei der Darstellung dieser schwierigen Verhältnisse will ich zuerst die Veränderungen beschreiben, welche sich bei Betrachtung der Keimscheibe von der Fläche wahrnehmen lassen, und an sie zweitens die wichtigeren, durch Querschnittserien gewonnenen Resultate anschliessen.

a) Untersuchung von Flächenbildern der Keimscheibe der Vögel und der Säugethiere.

An der aus zwei Blättern gebildeten Keimscheibe des Hühnchens, die wie ein Uhrglas dem Dotter aufliegt, hatten wir sowohl kurz vor, als in den ersten Stunden der Bebrütung an der hinteren Grenze (Fig. 97 *A*) die Sichel (*s*) und die Sichelrinne unterschieden und als die

Stelle würdigen gelernt, von der sich durch Umschlag das untere Keimblatt entwickelt.

Wenn sich nun in den ersten Stunden der Bebrütung die Keimblätter auf dem Dotter weiter ausbreiten, wandelt sich die Sichelrinne (Fig. 97 *B*) in die Primitivrinne (*pr*) um, in ein Gebilde von weittragender Bedeutung.

Die Umwandlung geht nach den vorzüglichen Untersuchungen von Duval in folgender Weise vor sich: In der Mitte der vorderen Urmundlippe, an welcher sich das äussere in das innere Keimblatt umschlägt, entsteht eine kleine, nach vorn reichende Ausbuchtung (Fig. 97 *A*, *sk*); dieselbe vergrössert sich allmählich zu einer mit der späteren Längsachse des Embryo zusammenfallenden Rinne (Fig. 97 *B*), indem linke und rechte Hälfte der Urmundlippe mit dem an die erste Ausbuchtung

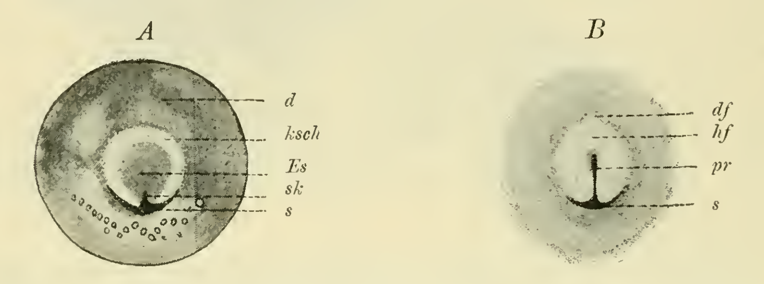


Fig. 97. *A* und *B*. **Zwei Keimscheiben eines Hühnereies in den ersten Stunden der Bebrütung**, nach Koller.

df, *hf* dunkler, heller Fruchthof, *s* Sichel, *sk* Sichelknopf, *Es* Embryonalschild, *pr* Primitivrinne.

angrenzenden Theil einander entgegenwachsen und sich in der Medianebene zusammenlegen, in demselben Maasse, als die Scheibe in die Fläche wächst. Eine Zeit lang stellt so der Urmund eine kurze Längsrinne dar, welche an ihrem hinteren Ende in zwei kurze, quergestellte Sichelhörner (*s*) umbiegt. Schliesslich sind auch diese geschwunden; sie sind auch nach der Medianebene einander entgegengewachsen und haben so um ein weiteres Stück zur Verlängerung der Primitivrinne nach hinten beigetragen. Der ganze Urmund ist durch diesen bemerkenswerthen Wachsthumsvorgang aus einem Querspalt zu einem Längsspalt geworden.

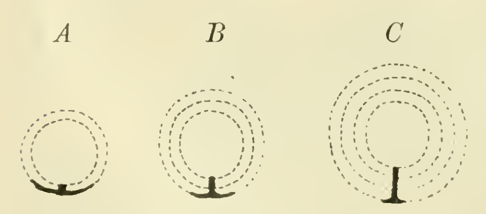


Fig. 98. **Schemata, um die Bildung der Primitivrinne zu veranschaulichen,** nach Duval.

Mit punktirten Kreislinien ist die zunehmende Grösse der Keimscheibe im Laufe der Entwicklung angedeutet. Die schwarzen Linien bezeichnen die Sichelrinne und die aus ihr durch Verwachsung der Sichelränder entstehende Primitivrinne.

Zur Veranschaulichung dieses hochwichtigen Processes sollen die nebenstehenden Schemata (Fig. 98) dienen. Durch punktirte Linien wird der Zuwachs angedeutet, welchen die Keimscheibe auf den verschiedenen Stadien erfahren hat. Der Umschlagsrand des oberen in das untere Keimblatt oder die vordere Urmundlippe ist als dunkelschwarze Linie bezeichnet. In den Figuren *A*, *B*, *C* sieht

man, wie mit der zunehmenden Ausdehnung der Keimscheibe sich linke und rechte Hälfte der Urmundlippen in immer grösserer Ausdehnung in der Medianebene zusammenlegen und die Primitivrinne bilden.

Lehrreiche Querschnitte durch die Primitivrinne in den ersten Stadien ihrer Entwicklung sind in den Figuren 99 und 100 dargestellt. Die erste zeigt uns die beiden Urmundlippen (Fig. 99 *ul*) durch einen kleinen Zwischenraum getrennt, in welchen sich von unten her ein kleiner Hügel (*dp*) von Dottermasse, die eine Anzahl Kerne (Merocyten) enthält, hineinschiebt, dem RUSCONI'schen Dotterpfropf einer Amphibienlarve (Fig. 94 *dp*) vergleichbar. An den Lippen schlägt sich das obere, einschichtige Keimblatt in das aus locker zusammenliegenden Zellen ge-

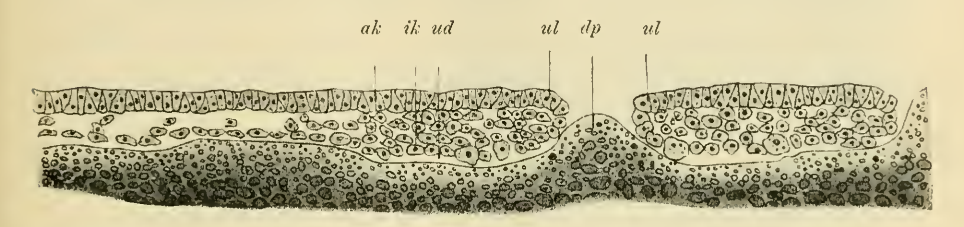


Fig. 99. **Etwas schräg geführter Querschnitt durch die Primitivrinne eines 2 bis 6 Stunden befruchteten Hühnereies** nach DUVAL.
ak, ik äusseres, inneres Keimblatt, *ud* Urdarm, *ul* Urmundlippe, *dp* Dotterpfropf.

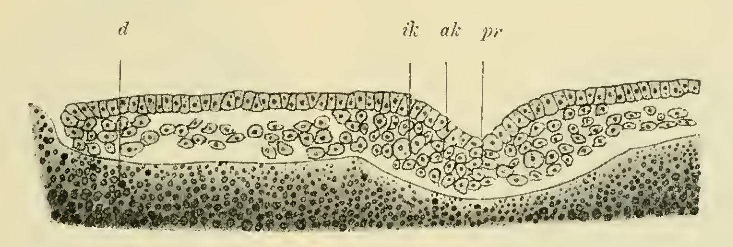


Fig. 100. **Querschnitt durch dieselbe Keimscheibe, nur etwas weiter nach vorn als in Fig. 99.** Nach DUVAL.
ak, ik äusseres, inneres Keimblatt, *pr* Primitivrinne, *d* Dotter.

bildete untere Keimblatt um. Der Urmund führt in die zwischen Dotter und Keimscheibe gelegene Urdarmhöhle. In Fig. 100 haben sich die beiden Umschlagsränder fest zusammengelegt und sind zum vordersten Theil des Primitivstreifens verschmolzen, auf welchem sich noch die gleichnamige Rinne vorfindet.

Wenn der letzte Rest der Sichelrinne zur Verlängerung der Primitivrinne aufgebraucht ist, zeigt der Rand der Keimscheibe, der nach wie vor fortfährt, sich über den Dotter gleichmässig auszubreiten, überall ein und dieselbe Beschaffenheit; er ist jetzt überall Umwachsungsrand (s. S. 148) geworden, nachdem der Einstülpungsrand sich als Primitivrinne von ihm abgesondert hat. Wenn hierauf heller und dunkler Fruchthof sich in der Folgezeit deutlicher von einander sondern, kommt die Primitivrinne in den ersteren und zwar in seinen hinteren Abschnitt zu liegen. Bei genauerer Untersuchung eines Flächenpräparates (Fig. 101 und 102 *pr*) sieht man die Primitivrinne links und rechts von zwei kleinen Falten begrenzt, die aus der Urmund-

lippe hervorgegangen sind und trüber und undurchsichtiger als der helle Fruchthof aussehen, weil sich hier die Zellen in Wucherung befinden und dichter angehäuft sind. Da die beiden Primitivfalten oder die beiden Urmundlippen am Grunde der Rinne dicht zusammenstossen und streckenweise sogar vollständig verschmelzen, erzeugen sie zusammen im hellen Fruchthof einen dunklen Substanzstreifen, der etwa 1 mm lang und 0,2 mm breit ist. Wir bezeichnen ihn mit den älteren Embryologen, denen er schon bekannt war, als den Primitivstreifen der Keimscheibe.

In der Umgebung des Primitivstreifens lassen sich bei der Flächenansicht noch einige weitere Veränderungen, die durch die Anlage besonderer Organe veranlasst sind, jetzt und auf anschliessenden Entwicklungsstadien erkennen. Einmal markirt sich im vorderen Bereich des hellen Fruchthofes und in der directen Verlängerung des Primitivstreifens ein schmaler, trüber Zellenstreifen, der von Kölliker als der Kopffortsatz des Primitivstreifens bezeichnet worden ist und an Länge allmählich zunimmt. Zweitens tritt mehr und mehr in der Umgebung vom Primitivstreifen und von seinem Kopffortsatz eine sich dann seitlich weiter ausdehnende Verdunklung (Fig. 101) des hellen Fruchthofes auf, die mit der Entstehung des mittleren Keimblattes zusammenhängt.

In einem noch späteren Entwicklungsstadium (Fig. 102), am Anfang des zweiten Bebrütungstages, erscheint die erste Anlage des Central-

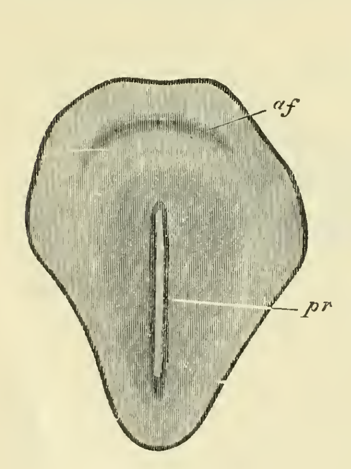


Fig. 101.

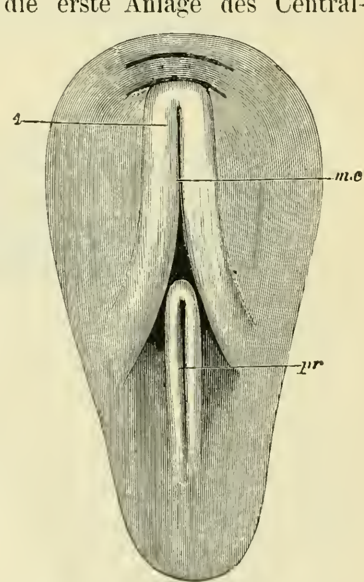


Fig. 102.

Fig. 101. **Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs im Blastoderm eines Hühnchens kurz nach der Bildung der Primitivrinne,** nach Balfour.
pr Primitivstreifen mit Primitivrinne; *af* Amnionfalte. Die dunklere Schattirung in der Umgebung des Primitivstreifens bezeichnet die Ausdehnung des Mesoblasts.

Fig. 102. **Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs einer Keimhaut von 18 Stunden,** nach Balfour.

Der dunkle Fruchthof ist weggelassen; der birnförmige Umriss bezeichnet die Grenze des hellen Fruchthofes. An der Stelle, wo die beiden Medullarwülste in einander umbiegen, sieht man eine kleine, krumme Linie, welche die Kopffalte darstellt. Vor ihr liegt eine zweite, mit ihr concentrisch verlaufende Linie, die Anlage der Amnionfalte. *A* Medullarwülste, *mc* Medullarfurche, *pr* Primitivrinne.

nervensystems im vorderen Bereich der Keimscheibe. Nach vorn vom Kopffortsatz entstehen in einiger Entfernung von einander die beiden Medullarfalten (*A*), welche mit ihren vorderen Enden in einander übergehen und die breite Medullarfurche (*mc*) begrenzen; nach rückwärts werden sie niedriger und fassen hier das vordere Ende des Primitivstreifens (*pr*) zwischen sich. Medullarfurche (*mc*) und Primitivrinne (*pr*) dürfen nicht mit einander verwechselt werden, was in früheren Decennien der Embryologie geschehen ist; beide sind ganz selbständige und verschiedenartige Bildungen, die gleichzeitig und unabhängig von einander bestehen, wie die Figur 102 lehrt.

Primitivstreifen und Primitivrinne bleiben noch lange Zeit erhalten, ohne bedeutendere Veränderungen zu erfahren (Fig. 103 *pr*). Sie nehmen stets das hintere Ende des embryonalen Körpers ein, das sich durch seine wenig differenzirte Beschaffenheit auch auf Stadien auszeichnet, wo die Entwicklung der einzelnen Körperorgane schon in vollem Gange ist. Der vor ihnen gelegene Embryonalbezirk dagegen, welcher ursprünglich zur Zeit des Auftretens des Kopffortsatzes so klein ist, verlängert sich in bedeutendem Maasse und differenzirt sich dabei in die einzelnen Organe des Körpers, und zwar so, dass der Differenzirungsprocess vorn beginnt und nach rückwärts nach der Primitivrinne zu fortschreitet, wie beim Amphioxus und den Amphibien. Die Medullarfalten legen sich mit ihren Rändern an einander und beginnen vom Kopf- nach dem Schwanzende zum Nervenrohr (hb^1, hb^2, hb^3, *mf*) zu verschmelzen. Jetzt machen sich auch im Innern des Körpers zu beiden Seiten des Nervenrohrs die später erst genauer zu untersuchenden Urwirbel oder Ursegmente (*us*) bemerkbar, deren Zahl

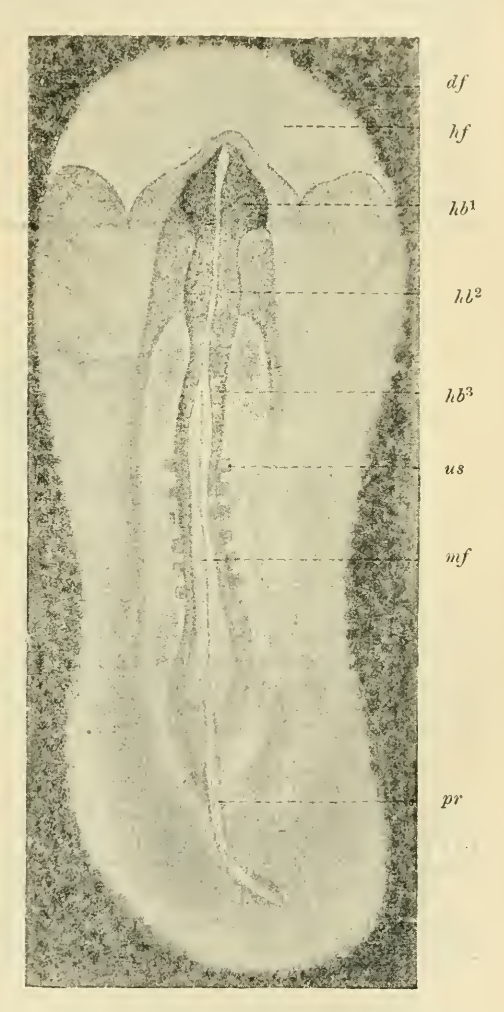


Fig. 103. **Keimhaut des Hühnchens, 33 Stunden bebrütet.** Nach M. Duval.

Man sieht den hellen Fruchthof *hf*, von einem Stück des dunklen Fruchthofes *df* umgeben. Die Anlage des Nervensystems ist vorn nahezu abgeschlossen und in die drei Hirnblasen hb^1, hb^2, hb^3 gegliedert, nach hinten ist die Medullarfurche *mf* noch offen. Zu ihren beiden Seiten liegen sechs Ursegmente *us*. Das hintere Ende der Embryonalanlage wird vom Primitivstreifen mit der Primitivrinne *pr* eingenommen.

sich gleichfalls durch eine nach dem Schwanzende zu stattfindende Neubildung beständig vermehrt.

Wenn eine grössere Anzahl von Ursegmenten entstanden ist, beginnt die Primitivrinne bei der äusseren Untersuchung des Embryo zu verschwinden: sie wird nämlich von den Medullarfalten umwachsen und, indem dieselben auch hier verschmelzen, in den Endabschnitt des Nervenrohrs aufgenommen. Zu dieser Zeit ist von GASSER, BRAUN, HOFFMANN etc. bei Embryonen mehrerer Vogelarten ein bemerkenswerther und für die Deutung der Primitivrinne wichtiger Befund gemacht worden. Am vorderen Ende der Rinne ist ein enger Canal entstanden, der in schräger Richtung vom Nervenrohr unter das Darmdrüsenblatt führt und beide in ähnlicher Weise verbindet, wie es beim Amphioxus und bei den Amphibien durch Vermittlung des Urmundes geschieht. Ein schematischer Längsschnitt durch das hintere Ende des Hühnchens (Fig. 104) zeigt uns diese wichtige Verbindung (*ne*), welche genau dem von einem Amphibienembryo dargestellten Befund in Fig. 96 entspricht.

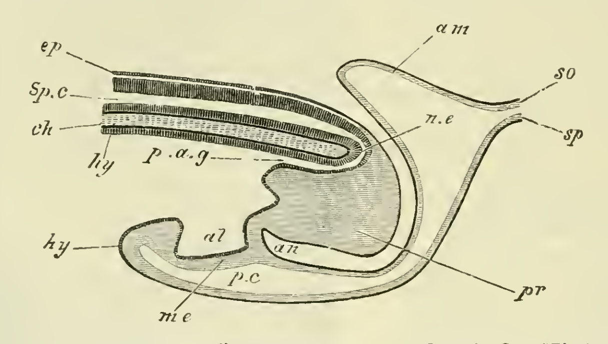


Fig. 104. **Schematischer Längsdurchschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryo zur Zeit der Bildung der Allantois**, nach BALFOUR.

Der Schnitt zeigt, dass das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhängt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* äusseres Keimblatt. *ch* Chorda. *hy* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. *me* mittleres Keimblatt. *an* die Stelle, wo der After entstehen wird. *am* Amnion. *so* Hautplatte. *sp* Darmplatte.

Noch deutlicher und schon auf früheren Stadien ist ein solcher neurenterischer Canal (Canalis neurentericus) bei den Selachiern und Reptilien beobachtet worden, während er bei den Teleostiern wegen besonderer, nebensächlicher Verhältnisse nicht zur Entwicklung kommt[1].

Ganz ähnliche Bilder, wie vom Hühnchen, liefern uns die Embryonalanlagen von Säugethieren. Wenn dieselben eine ovale Form angenommen haben, verlängert sich die Trübung am hinteren Ende oder der

[1]) Bei den Selachiern wird der Urmund sehr frühzeitig von den Medullarwülsten umwachsen und stellt dann am Grund der Nervenrinne und später des Nervenrohres eine längere Zeit persistirende, canalartige Verbindung mit dem Darmraum her.

Bei den Reptilien ist der Primitivstreif sehr kurz und dreieckig und lässt bald, noch ehe sich andere Organe differenzirt haben, bei manchen Arten an seinem vorderen Ende eine Oeffnung erkennen, die zu dem unter der Keimscheibe gelegenen, von Dotter ausgefüllten Raum führt. Später wandelt sich die Oeffnung zu einem Canal um, dessen aus Cylinderzellen zusammengesetzte Wand nach oben mit der äusseren, nach unten mit dem inneren Keimblatt continuirlich zusammenhängt. Dann wird der Canal von den sich vor ihm anlegenden Medullarwülsten umwachsen und stellt jetzt einen echten Canalis neurentericus dar, der bei manchen Arten schon vor Abschluss des Medullarrohres zu obliteriren scheint, in anderen Fällen dagegen sich noch längere Zeit erhält.

Endwulst (Fig. 79 *hw*), welcher mit der Sichel der Vögel verglichen wurde, in den Primitivstreifen, der etwa die hintere Hälfte der Embryonalanlage einnimmt (Fig. 105 *A*, *pr*); der Streifen zeigt eine deutlich hervortretende Rinne, die von einem linken und rechten Faltenrand umgrenzt wird. (Man vergleiche hierzu Fig. 101 vom Hühnchen.) Später erscheint hier, ebenso wie beim Hühnchen, ein schmaler, trüber Streifen in der Verlängerung des Primitivstreifens nach vorn, der Kopffortsatz,

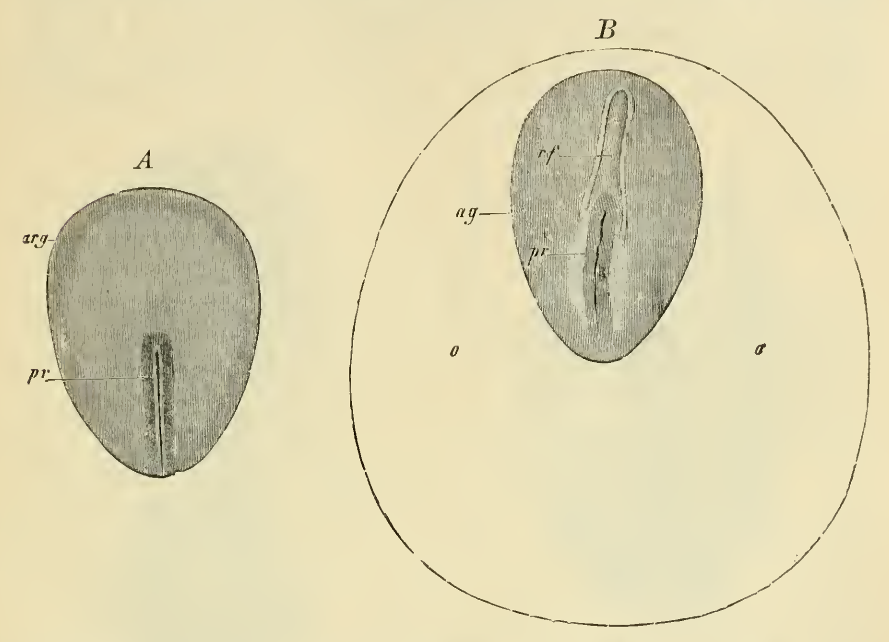


Fig. 105 *A*. **Embryonalanlage eines Kaninchens von 8 Tagen.** Nach Kölliker.

arg Embryonalanlage, *pr* Primitivstreifen.

Fig. 105 *B*. **Gefässhof** (*o*) **und Embryonalanlage** (*ag*) **eines Kaninchen-eies von 7 Tagen.** Nach Kölliker.

o Gefässhof (Area opaca), *ag* Embryonalanlage, *pr* Primitivrinne, *rf* Rückenfurche.

und zerlegt den vorderen Theil der Embryonalanlage in eine linke und eine rechte Hälfte (Fig. 106 *kf*). Nach einiger Zeit entwickeln sich zu beiden Seiten des Kopffortsatzes die Medullarwülste (Fig. 105 *B*), welche die breite Rückenfurche (*rf*) begrenzen, nach vorn bogenförmig in einander umbiegen, nach hinten aber etwas auseinanderweichen und den Anfang der Primitivrinne (*pr*) umfassen. Das Bild entspricht dem in Fig. 102 dargestellten Befund vom Hühnchen.

Von jetzt ab wächst der vordere Theil der Embryonalanlage viel stärker in die Länge, als der hintere Theil mit der Primitivrinne, welche sich bei den Säugethieren bis in späte Stadien der Entwicklung nahezu unverändert erhält, aber an Länge nicht nur relativ, sondern auch absolut abnimmt.

Gleichzeitig geht die Embryonalanlage aus der ovalen in eine ausgeprägt sohlenartige Form über. Ein derartiger Embryo ist in Fig. 107 dargestellt. An seinem hinteren Ende ist, von den Medullarwülsten (*rf*) zum Theil umfasst, der Primitivstreifen (*pr*) zu sehen. Das mittlere

Keimblatt ist schon vollständig entwickelt, auch haben sich schon in der späteren Halsgegend drei Paar Ursegmente zu beiden Seiten der Chorda abgesondert.

Wie bisher in den verschiedenen Punkten, so findet auch in der Existenz eines Canalis neurentericus eine Uebereinstimmung mit den Vögeln und Reptilien statt. Schon auf einem ziemlich frühen Stadium markirt sich am vorderen Anfang des Primitivstreifens eine kleine Stelle, an welcher in Folge von Wucherungsprocessen besonders viel Zellmaterial zusammengehäuft ist. Sie ist unter dem Namen des Hensen'schen Knotens bekannt (Fig. 106 *hk*). Wichtig ist der Knoten vor allen Dingen dadurch, dass durch ihn ein enger Canal hindurchgeht und

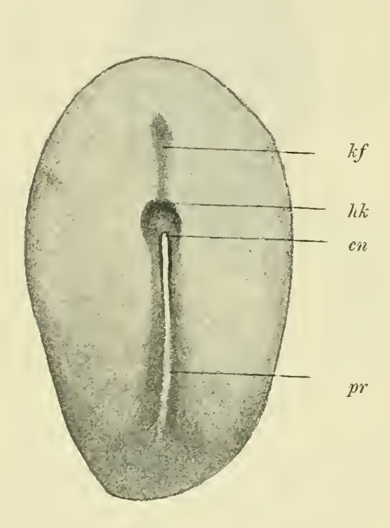


Fig. 106.

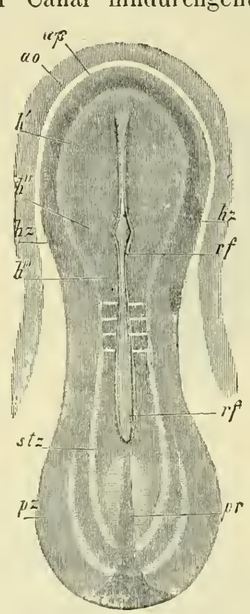


Fig. 107.

Fig. 106. **Keimscheibe eines Kaninchenembryos mit Primitivstreifen,** nach E. van Beneden.

pr Primitivstreifen, *kf* Kopffortsatz, *hk* Hensen'scher Knoten, *cn* Canalis neurentericus.

Fig. 107. **Ein Kaninchenembryo mit einem Theile der Area pellucida nach 9 Tagen.** Vergr. 22mal. Nach Kölliker.

ap Area pellucida, *ao* Area opaca, *h'* Medullarplatte in der Gegend der späteren 1. Hirnblase, *h''* dieselbe in der Gegend des späteren Mittelhirns, woselbst die Rückenfurche *rf* eine Erweiterung zeigt, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der späteren 3. Hirnblase; *hz* Anlage des Herzens, *stz* Stammzone, *pz* Parietalzone, *pr* Rest des Primitivstreifens.

von aussen in das Innere der Keimblase führt, der Canalis neurentericus (*cn*); er ist schon bei verschiedenen Säugethieren von mehreren Forschern nachgewiesen worden, von van Beneden beim Kaninchen und bei der Fledermaus, von Bonnet beim Schaf, von Heape beim Maulwurf, von Graf Spee bei einem sehr jungen menschlichen Embryo. Letzterer zeigte noch eine weit offene Medullarfurche. Am Anfang der Primitivrinne fand sich ein rundliches, weites Loch, welches die Keimscheibe durchbohrte und von einem ringförmigen Wulst umgeben war, der seiner Lage nach dem Hensen'schen Knoten entspricht.

Ich bin beim Primitivstreifen länger verweilt und habe sein erstes Auftreten und seine Lagebeziehungen zu anderen Organen ausführlicher erörtert, weil er ein entwicklungsgeschichtlich sehr wichtiges und hinsichtlich seiner Bedeutung vielfach discutirtes Gebilde darstellt. Er entspricht nämlich dem Urmund der niederen Wirbelthiere und ist wichtig als der Ort, von welchem aus das mittlere Keimblatt seinen Ursprung nimmt. Indem ich eine Erörterung der Gründe, welche uns berechtigen, die Primitivrinne als Urmund zu bezeichnen, für später verschiebe, will ich gleich die Entwicklung des mittleren Keimblattes in das Auge fassen.

b) Untersuchung von Querschnitten durch die Keimscheibe von Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren.

Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes geben Querschnitte Auskunft, welche, wie bei den Amphibien, 1) vor der Primitivrinne, 2) im Bereich derselben und 3) nach rückwärts von ihr an jüngeren und älteren Embryonalanlagen anzufertigen sind.

An Embryonalanlagen, die sich auf den in den Fig. 97 *B*, 101 und 105 *A* dargestellten Stadien befinden, ist das mittlere Keimblatt in der nächsten Umgebung der Primitivrinne bereits angelegt und bedingt eine zu beiden Seiten und nach vorn von ihr auftretende Trübung. Querschnitte durch den Kopffortsatz des Primitivstreifens lassen jetzt zwischen Amphioxus und den Amphibien einerseits, den Selachiern, Reptilien, Vögeln und Säugethieren andererseits eine vollständige Uebereinstimmung in einem fundamentalen Punkte constatiren.

Längs eines schmalen, in der Medianebene gelegenen Streifens, dort vor dem Urmund, hier vor der Primitivrinne, wird die Embryonalanlage nur von zwei Keimblättern gebildet, von welchen das untere zur Chorda zu werden bestimmt ist. Zu beiden Seiten dieses Bezirks geht bei allen Wirbelthieren die zweiblättrige in eine dreiblättrige Anlage über, indem auf das obere Keimblatt das mittlere und auf dieses das Darmdrüsenblatt folgt.

Im Einzelnen gestalten sich die Verhältnisse bei den Selachiern, Vögeln und Säugethieren, wie die nebenstehenden Figuren 108—111 lehren.

Bei den Selachiern ist auf dem Querschnitt die Rückenfurche deutlich ausgeprägt (Fig. 108 *A*, *mp*). Unter ihr liegt, wie bei Amphioxus und den Tritonen, nur eine einzige Schicht hoher, cylindrischer Zellen (*ch*),

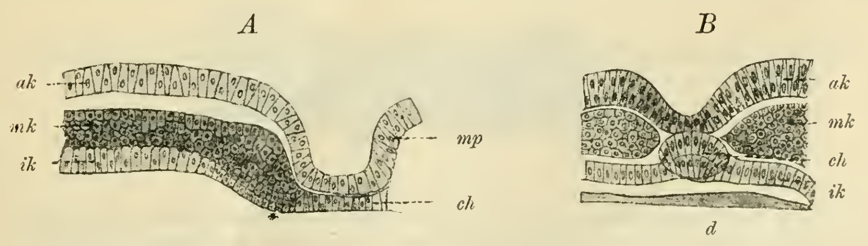


Fig. 108 *A* und *B*. **Querschnitte durch die Keimscheibe eines Selachiers.** Copie nach BALFOUR's Monographie, Taf. IV Fig. 8 a und Taf. IX Fig. 1 a. Von Schnitt *A* ist nur die linke Hälfte abgebildet worden.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *ch* Chorda, *mp* Medullarplatte, *d* Dotter.

die Anlage der Chorda; seitwärts geht dieselbe in eine mehrschichtige, kleinzellige Masse über, die sich gleich darauf in zwei, durch einen Spalt deutlich geschiedene Blätter sondert, in das aus kleinen, polygonalen Zellen zusammengesetzte mittlere Keimblatt (*mk*) und in das Darmdrüsenblatt (*ik*), das hier aus einer einfachen Lage hoher, cylindrischer Zellen besteht. An der mit einem Stern bezeichneten Stelle hängen Chordaanlage, mittleres und inneres Keimblatt mit einander zusammen. Auf einem späteren Stadium (Fig. 108 *B*) erfolgt hier, wie bei Tritonen, eine Trennung der drei Anlagen, und wir erhalten 1) einen runden Chordastrang (*ch*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch Einfaltung gebildet haben wird, 2) zu seinen beiden Seiten die kleinzellige Masse des durch die Chorda in zwei Hälften getrennten mittleren Keimblattes (*mk*), 3) das Darmdrüsenblatt (*ik*), dessen beide Hälften, die uns das vorhergehende Stadium getrennt zeigte, sich nun unter der Chorda entgegengewachsen sind und zu einem Blatt zu verschmelzen im Begriff stehen.

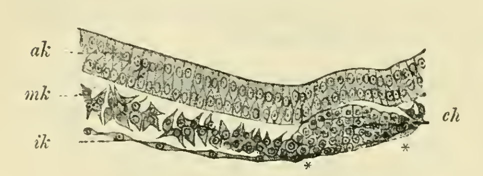


Fig. 109. **Querschnitt durch die Keimhaut eines Hühnchens, an welcher die ersten Spuren der Chorda und Medullarfurche zu sehen sind.** Nach Balfour und Deighton.

Der Schnitt geht durch die Chordaanlage vor dem Primitivstreifen. Der rechts von der Chordaanlage gelegene Theil des Schnittes ist nicht mit abgebildet.

ak, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt, *ch* Chordaanlage.

Ein ähnliches Bild liefert ein Querschnitt durch den Kopffortsatz des Hühnerkeims (Fig. 109). Unter dem äusseren Keimblatt findet sich in der Medianebene und vor der Primitivrinne nur die Anlage der Chorda (*ch*); sie setzt sich an der mit einem Stern gekennzeichneten Stelle seitwärts fort in das kleinzellige, mittlere Keimblatt und in das Darmdrüsenblatt, das eine einfache Lage sehr plattgedrückter Zellen ist.

Dasselbe gilt von Querschnitten durch entsprechende Entwicklungsstadien von Säugethieren (Fig. 110). So ist zum Beispiel an dem von Heape abgebildeten Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfs die Anlage der Chorda (*ch*) eine einfache Schicht von Cylinderzellen; sie hat sich bereits zur Chordarinne, wie es in Fig. 95 *A* von Triton dargestellt ist, zusammengekrümmt. Seitwärts schliesst sich wieder eine kleinzellige Masse an, die an der mit dem Stern bezeich-

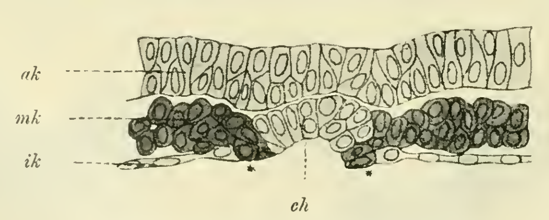


Fig. 110. **Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfs, die sich etwa auf dem in Fig. 105 *B* vom Kaninchen dargestellten Stadium befindet.** Nach Heape.

Der Schnitt ist durch die Chordarinne (*ch*) hindurchgeführt, etwas weiter nach vorn, als der in Fig. 113 dargestellte Schnitt, welcher eine als Urmund zu deutende Stelle der Embryonalanlage getroffen hat.

ak, *mk*, *ik* äusseres, mittleres, inneres Keimblatt, *ch* Chordaanlage.

neten Stelle in zwei Blätter auseinanderweicht: 1) in das kleinzellige, mehrschichtige, mittlere Keimblatt (*mk*) und 2) in das Darmdrüsenblatt, das wieder als eine einzige Lage plattgedrückter Zellen erscheint (*ik*).

In einer noch mehr überzeugenden Weise zeigt VAN BENEDEN in seinen Untersuchungen zur Entwicklung der Säugethiere, dass in der Bildung des mittleren Keimblattes und der Leibeshöhle bei den Säugethieren Verhältnisse bestehen, die mit denen der Amphibien übereinstimmen. Ueberaus beweisend ist der seiner Abhandlung entnommene Querschnitt Fig. 111 durch die Keimscheibe eines Kaninchens. Er zeigt uns die Chordaanlage (*ch*) als eine einfache Schicht von cylindrischen Zellen, links und rechts begrenzt vom mittleren und vom inneren Keimblatte. Das mittlere Keimblatt besteht aus einer parietalen (mk^1) und einer visceralen (mk^2) Lage platter Zellen, von denen die erstere in die Chordaanlage übergeht, die letztere an der mit einem Kreuz

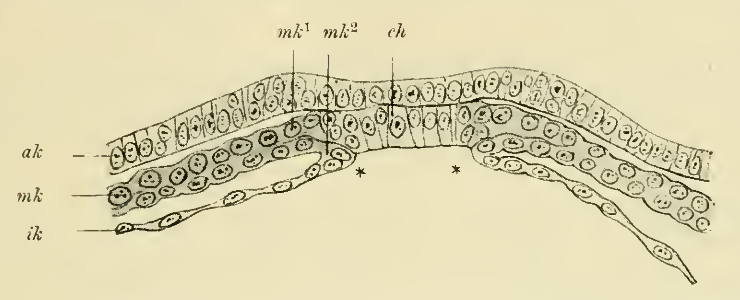


Fig. 111. **Querschnitt durch die Keimscheibe eines Kaninchenembryo.** Nach E. VAN BENEDEN.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mitteres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale und viscerale Lamelle des mittleren Keimblatts, *ch* Chorda.

bezeichneten Stelle in das abgeplattete, einschichtige Epithel des Darmdrüsenblattes (*ik*) umbiegt. Die Umbiegungsstelle springt sogar, wie bei den Amphibien, deutlich als Lippe in den Urdarm vor. Von diesen Verbindungen zur Seite der Chordaanlage abgesehen, ist das mittlere Keimblatt von den Grenzblättern überall durch einen Spaltraum scharf abgesondert.

Weitere Uebereinstimmung mit den Befunden, welche uns die Untersuchung der Tritonen dargeboten hat, liefert eine Reihe von Querschnittsbildern durch die Primitivrinne, den obliterirten

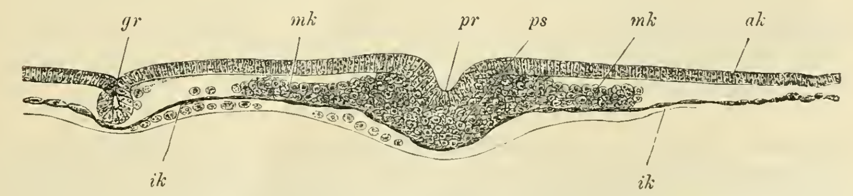


Fig. 112. **Querschnitt durch die Mitte des Primitivstreifens einer Keimscheibe, die sich auf dem in Fig. 97 *B* dargestellten Entwicklungsstadium befindet.** Nach KOLLER.

In einiger Entfernung von der Primitivrinne sieht man auf der linken Seite der Figur den Durchschnitt der Grenzrinne von HIS. Auf der rechten Seite ist sie noch wenig entwickelt.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *pr* Primitivrinne, *ps* Primitivstreifen, *gr* Grenzrinne.

Urmund. Bei allen Wirbelthieren ist dies die einzige Stelle der ganzen Embryonalanlage, in deren Bereich alle drei Keimblätter, wenn auch nur in geringer Ausdehnung, unter einander verschmolzen sind und sich als gesonderte Lagen nicht unterscheiden lassen, während sie seitwärts davon durch einen Spalt deutlich getrennt sind.

Figur 112 stellt einen Querschnitt durch eine Embryonalanlage des Hühnchens dar, an welcher die Primitivrinne deutlich entwickelt, aber von den Medullarwülsten noch keine Spur zu sehen ist. Das äussere Keimblatt (*ak*) wird von einer einfachen Lage hoher Cylinderzellen, das untere Keimblatt (*ik*) von einer einfachen Lage stark abgeplatteter Elemente gebildet. In den zwischen beiden vorhandenen Spaltraum drängt sich eine Masse mehrfach über einander geschichteter, kleiner Zellen zu beiden Seiten der Primitivrinne hinein, das mittlere Keimblatt (*mk*). Dasselbe geht im Bereich der Primitivrinne (*pr*) in das äussere Keimblatt, dessen Zellen sich hier in Wucherung befinden, continuirlich über, während es mit seinen seitlichen Flügeln durch einen Spalt von ihm getrennt ist. Das untere Keimblatt ist von Koller, aus dessen Arbeit die vorliegende Figur entnommen ist, überall als eine getrennte Lage abgeplatteter Zellen gezeichnet. Aus anderen Zeichnungen und Angaben von Duval, Rabl etc., sowie auch aus Angaben, welche die ähnliche Reptilienentwicklung betreffen, geht klar hervor, dass eine Strecke weit unter der Primitivrinne das mittlere Keimblatt als getrennte Schicht vom unteren ebensowenig als vom oberen zu unterscheiden ist.

Sehr instructiv sind Querschnitte durch die Primitivrinne von Säugethierembryonen (Fig. 113). Nach Heape's Untersuchungen am

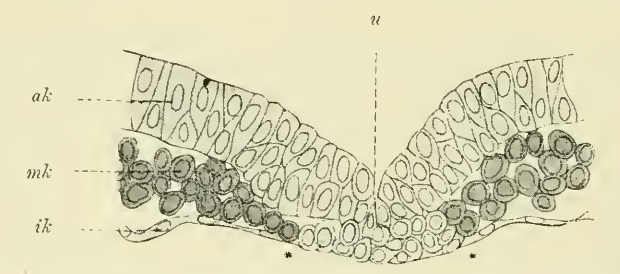


Fig. 113. **Querschnitt durch die Embryonalanlage eines Maulwurfs, die sich etwa auf dem in Fig. 105 *B* vom Kaninchen dargestellten Stadium befindet.** Nach Heape.

Der Schnitt ist durch die Primitivrinne geführt, etwas nach hinten von dem in Fig. 110 dargestellten Querschnitt. Bezeichnungen wie oben.

Maulwurf schneidet die Rinne (*u*) tief in die kleinzellige Masse hinein. An dieser Stelle sind alle drei Keimblätter unter einander verschmolzen; erst seitlich sind sie durch deutliche Spalten gesondert und ein jedes an seiner charakteristischen Zellenart kenntlich, das äussere (*ak*) an den hohen, das untere (*ik*) an den stark abgeplatteten und das mittlere (*mk*) an den kleinen, mehr kugeligen oder polygonalen Zellen.

Durch besondere Klarheit zeichnen sich die durch van Beneden erhaltenen Befunde von Keimscheiben des Kaninchens aus (Fig. 114). An der tief einschneidenden Primitivrinne (*pr*) hängen alle drei Keim-

blätter eine Strecke weit unter einander durch eine gemeinsame Zellenmasse zusammen. Dabei kann man mit ziemlicher Deutlichkeit bemerken, wie das äussere Keimblatt (*ak*) an der Primitivfalte (*ul*) in

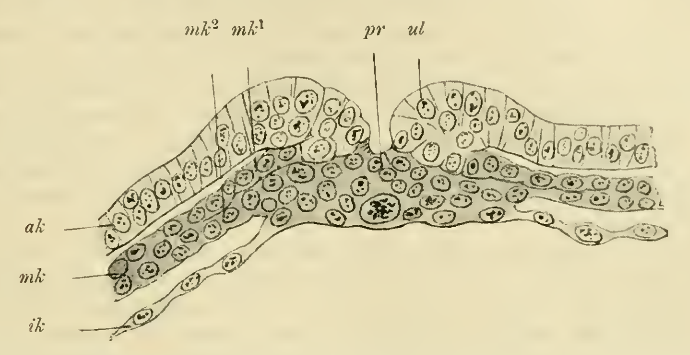


Fig. 114. **Querschnitt durch die Primitivrinne (Urmund) einer Keimscheibe vom Kaninchen.** Nach Ed. van Beneden.
ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, mk^1, mk^2 parietale, viscerale Lamelle des mittleren Keimblatts, *ul* seitliche Urmundlippe, *pr* Primitivrinne.

das parietale Mittelblatt (mk^1) umbiegt, während das viscerale Mittelblatt (mk^2) in das einschichtige Darmdrüsenblatt (*ik*) übergeht. Zwischen den Primitivfalten oder Urmundlippen beobachtete van Beneden in einigen Fällen, bei Embryonen von Kaninchen und Fledermäusen, sogar eine dem Dotterpfropf der Amphibien entsprechende Bildung.

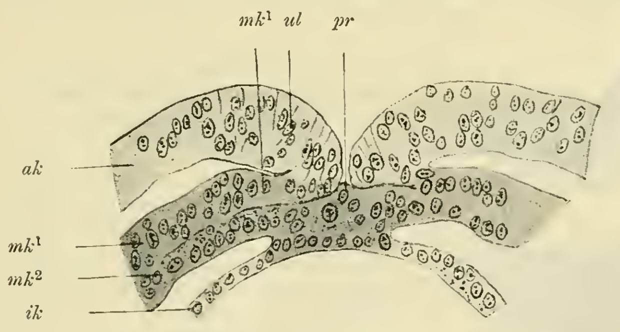


Fig. 115. **Querschnitt durch eine menschliche Keimscheibe mit offener Medullarrinne in der Gegend des Canalis neurentericus** (*pr*) nach Graf Spee.
Bezeichnung wie in Fig. 114.

Es ist nun gewiss von hohem, allgemeinem Interesse, dass auch die Untersuchung einer ausserordentlich jungen, menschlichen Keimscheibe durch Graf Spee ein Querschnittsbild (Fig. 115) geliefert hat, welches der vom Kaninchen mitgetheilten Abbildung zum Verwechseln ähnlich ist. Man sieht dort eine tief einschneidende Primitivrinne und an der leicht kenntlichen Urmundlippe (*ul*) den Umschlag des äusseren Keimblattes (*ak*) in das parietale Mittelblatt (mk^1). Von diesem ist das viscerale Mittelblatt eine Strecke weit gut gesondert; es geht unter der Primitivrinne in das innere Keimblatt über, wobei die Umschlags-

ränder beider Seiten unter einander zu der den Boden der Primitivrinne bildenden Zellenmasse verwachsen sind.

Eine Uebereinstimmung mit der Entwicklung der Amphibien fehlt endlich auch nicht an Schnitten, die nach rückwärts von der Primitivrinne durch die Embryonalanlage der Vögel, Reptilien und Säugethiere hindurchgelegt werden. Auch nach rückwärts beginnt sich das mittlere Keimblatt auszubreiten, tritt hier aber nicht wie im vorderen Abschnitt der Embryonalanlage in Form paariger Anlagen, vielmehr als eine einzige, zusammenhängende Zellenmasse auf. Auch diese steht nur im Bereich des hinteren Endes des Primitivstreifens mit den beiden primären Keimblättern in Verbindung, ist aber sonst von beiden überall deutlich getrennt.

Zur Vervollständigung obiger Befunde mögen sich gleich noch einige Angaben über das weitere Wachsthum des mittleren Keimblattes anschliessen, über welches Querschnitte durch Embryonen verschiedenen Alters Aufschluss geben. Vom Ort seiner ersten Entstehung oder der Umgebung der Primitivrinne aus breitet sich das mittlere Keimblatt allseits zwischen den primären Keimblättern weiter aus. Zuerst ist es nur auf die Embryonalanlage selbst beschränkt, hierauf schiebt es sich in den hellen Fruchthof hinein, schliesslich ist es auch in dem dunkeln Fruchthof anzutreffen. Ueberall und stets erscheint es bei seiner Ausbreitung als eine völlig selbständige, gegen die Umgebung durch Spalten abgesetzte, wenigstens zwei Zellen dicke Schicht. Nur an der Primitivrinne, die sich auch bei älteren Embryonen, wie uns schon die Betrachtung von der Fläche gelehrt hat, am hinteren Körperende lange Zeit erhält, wird es eine kleine Strecke weit mit dem inneren und dem äusseren Keimblatt in Vereinigung gefunden. Selbst auf dem Stadium (Fig. 116), wo der Canalis neurentericus durch den Primitivstreifen

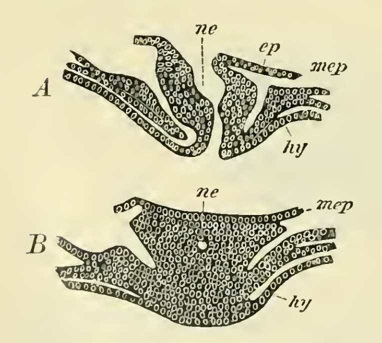


Fig. 116. **Querschnitte durch das hintere Ende eines jungen Embryo von Lacerta muralis.** Nach Balfour.

In Figur *A* ist der neurenterische Canal der Länge nach getroffen, in Figur *B* nur eine nach hinten gerichtete Ausstülpung desselben. Da die Querschnitte die Längsachse des Embryo wahrscheinlich nicht genau rechtwinklig getroffen haben, ist in Figur *A* nur auf der rechten Seite das mittlere Keimblatt mit der Canalwand verschmolzen, links dagegen abgelöst, während in der Figur *B* der Zusammenhang beiderseits vorhanden ist.

ne neurenterischer Canal, *ep* äusseres, *mep* mittleres, *hy* unteres Keimblatt.

hindurchgeht und den Darmraum (unter dem Darmdrüsenblatt *hy*) mit dem Nervenrohr communiciren lässt, sehen wir die zellige Auskleidung des Canals und das mittlere Keimblatt verschmolzen, so dass in dieser Gegend noch zwischen allen drei Keimblättern ein Zusammenhang stattfindet. Man vergleiche die nebenstehenden Durchschnitte durch Embryonen von Lacerta muralis.

Nach Besprechung der thatsächlichen Verhältnisse ist die Frage zu beantworten: welche Deutung haben wir ihnen zu geben, wie entwickelt sich bei den Fischen, Reptilien und Säugethieren das mittlere Keimblatt?

Die Antwort lautet: es entwickelt sich durch einen Faltungsprocess in ähnlicher Weise wie beim Amphioxus und bei den Amphibien. Die Antwort lässt sich damit begründen, dass sich die einzelnen Vorgänge in der Entwicklung des mittleren Keimblattes mit entsprechenden Vorgängen des Amphioxus und der Amphibien in Beziehung setzen lassen.

Bei der fundamentalen Bedeutung der Angelegenheit stelle ich die Punkte, hinsichtlich derer eine Uebereinstimmung bei allen Wirbelthieren hat nachgewiesen werden können, in übersichtlicher und präciser Weise in 6 Paragraphen zusammen.

1) Der Keim ist bei allen Wirbelthieren, bevor die Chorda gebildet ist, im Bereich eines vor dem Urmund und der Primitivrinne gelegenen Mittelstreifens zweiblätterig. Er setzt sich hier zusammen aus der Medullarplatte und aus der Chordaanlage, welche an der Begrenzung des Darmraums Theil nimmt.

2) Zu beiden Seiten dieses Mittelstreifens wird der Keim dreiblätterig, wenn wir das mittlere Keimblatt als ein einfaches Blatt aufführen; er wird vierblätterig, wenn wir dasselbe aus einer parietalen und aus einer visceralen Zellenlage bestehen lassen, welche anfänglich fest auf einander gepresst sind und erst später mit dem Auftreten der Leibeshöhle in thatsächlicher Trennung erscheinen.

3) Bei keinem Wirbelthiere entstehen die mittleren Keimblätter durch Abspaltung, sei es vom äusseren, sei es vom inneren Grenzblatt, da sie von beiden, mit Ausnahme eines sehr beschränkten Keimbezirks, überall durch einen Spaltraum scharf abgegrenzt werden.

4) Ein Zusammenhang der mittleren Keimblätter mit angrenzenden Zellenschichten findet nur statt: 1. am Urmund oder an der Primitivrinne, wo alle vier (resp. drei) Keimblätter unter einander verbunden sind, und 2. zu beiden Seiten der Chordaanlage.

5) Die erste Anlage der mittleren Keimblätter beobachtet man an den eben genannten Keimbezirken und sieht sie von hier aus (also von der Umrandung des Urmundes oder der Primitivrinne und von beiden Seiten der Chordaanlage) sich nach vorn, nach hinten und ventral- oder seitwärts ausbreiten. Nach vorn vom Urmund erscheinen sie als paarige, durch die Chordaanlage getrennte Anlagen, nach rückwärts vom Urmund dagegen unpaar.

6) Während sich die Chorda entwickelt, lösen sich die beiden paarigen Anlagen der mittleren Keimblätter an den Stellen, an denen ihr Einwachsen erfolgt ist, von den angrenzenden Zellenschichten ab, und gleichzeitig wachsen unter der Chorda die beiden Hälften des Darmdrüsenblattes zusammen, wodurch der Darm seinen dorsalen Abschluss erhält.

Auf Grund dieser Thatsachen können wir nur zu der *einen* Deutung gelangen: *Wenn die mittleren Keimblätter von keinem der Grenzblätter durch eine in loco stattfindende Abspaltung entstehen, so kann ihre von einem bestimmten Keimbezirk allmählich erfolgende Ausbreitung nur auf einem Einwachsen von Zellen beruhen, welches von den Stellen aus geschieht, an denen ein Zusammenhang mit anderen Zellenschichten nachgewiesen ist. Das Hauptmaterial zu ihrem Wachsthum beziehen die mittleren Keimblätter von Zellen, welche am Urmund oder an der Primitivrinne zwischen die beiden primären Keimblätter einwandern.*

Diese Einwanderung von Zellen aber kann, wie beim Amphioxus, als ein Einfaltungsprocess der primären Keimblätter gedeutet werden. In der Art der Einfaltung besteht freilich ein sehr auffälliger und scheinbar wichtiger Unterschied zwischen Amphioxus und den übrigen Wirbelthieren. Beim Amphioxus entsteht das mittlere Keimblatt als ein hohler Sack durch Faltung des inneren Keimblattes, bei den übrigen Wirbelthieren als eine solide Zellenmasse. Die nicht wegzuleugnende Verschiedenheit lässt sich aber recht gut in der Weise erklären, dass in den soliden Anlagen des mittleren Keimblattes ein Hohlraum nur deswegen fehlt, weil in Folge der den Urdarm ausfüllenden Dottermasse die zelligen Wandungen des Sacks von Anfang an fest auf einander gepresst sind. Für diese Deutung sprechen, abgesehen von der anderweitigen, grossen Uebereinstimmung mit den Verhältnissen des Amphioxus lanceolatus, namentlich noch drei Gesichtspunkte.

1) Bei allen Wirbelthieren tritt im mittleren Keimblatt frühzeitig ein Spaltraum auf, der von epithelial angeordneten, oft cubischen oder cylindrischen Zellen umgeben wird. Es stellen dann parietales und viscerales Blatt, wie in besonders frappanter Weise bei den Selachiern schon auf einem sehr frühen Entwicklungsstadium zu sehen ist, epitheliale Lamellen dar. 2) Von diesen epithelialen Lamellen stammen beim Erwachsenen ächte Epithelmembranen ab, wie das peritoneale Flimmerepithel mancher Wirbelthiere, ausserdem Drüsen, die in vieler Hinsicht den aus Epithelmembranen entstehenden Drüsen gleichen (Nieren, Hoden, Eierstock). 3) Der Einwand, dass das mittlere Keimblatt der Wirbelthiere als eine einzige Zellenmasse angelegt werde und somit nicht zwei Epithelblättern gleichwerthig sein könne, verliert sein Gewicht für Jeden, der die zahlreichen, anderweitig vorkommenden, analogen Entwicklungserscheinungen kennt, wo Organe, die hohl sein sollten, sich als solide Zellenmassen zuerst entwickeln. Als solche werden wir später noch die solide Anlage des Nervenrohres der Knochenfische, vieler Sinnesorgane und der meisten Drüsenschläuche aufführen, welche letzteren als solide Sprossen von Epithellamellen entstehen und erst später, wenn sie in Function treten, eine Höhlung durch Auseinanderweichen der Zellen gewinnen.

Bemerkungen zur Keimblattbildung bei Säugethieren und Reptilien.

Säugethiere. Bei vielen Säugethieren kommt es während der Entwicklung des mittleren Keimblattes zu einer eigenthümlichen, unter dem Namen des Chordacanals bekannten Bildung. An Stelle der unter der Chordaanlage gelegenen Rinne, wie sie in den Fig. 110 und 111 abgebildet ist, trifft man auf einem noch etwas jüngeren Stadium einen mehr oder minder langen, engen Canal. Derselbe mündet, wie die folgenden, zur Erklärung dieser Bildung entworfenen, schematischen Querschnittsbilder Fig. 117 *A—D* lehren, nach hinten durch die neurenterische Oeffnung an der Oberfläche der Primitivrinne aus (Fig. 117 *A*) und vereinigt sich nach vorn durch eine zweite Oeffnung mit der Keimblasenhöhle (Fig. 117 *D*).

Von allen Forschern, die sich mit den ersten Stadien der Säugethierentwicklung beschäftigt haben, hat zuerst van Beneden den Chordacanal in seinen verschiedenen Beziehungen am genauesten untersucht.

Er bemerkt von ihm, wie auch die von mir entworfenen Schemata zeigen, 1) dass die Coelomspalten sich Anfangs in den Chordacanal (*chk*) öffnen, 2) dass die Chordaanlage sich lateralwärts in die obere Schicht des mittleren Keimblatts continuirlich fortsetzt, und 3) dass der Boden des Canals in die untere Schicht des mittleren Keimblatts übergeht. van Beneden deutet die Chordahöhle als Urdarm. Nach meiner Ansicht enspricht sie nur einem vorübergehend abgetrennten, kleinen Theil desselben, während der übrige grössere Theil in der Keimblasenhöhle gegeben ist, in welcher sich der Dotter bei den Säugethieren, wie jetzt allgemein angenommen wird, rückgebildet hat. Wir haben uns nämlich den Chordacanal in folgender Weise entstanden zu denken:

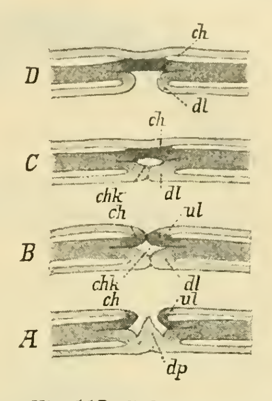


Fig. 117. Schemata zur Erklärung des Chordacanals der Säugethiere. *ch* Chorda, *chk* Chordacanal, *dl* Darmlippe, *dp* Dotterpfropf, *ul* Urmundlippe.

In der Umgebung des Urmunds oder, was das Gleiche ist, in der Umgebung der Primitivrinne finden sich zwei Lippenbildungen in nächster Nachbarschaft (Fig. 117 *B*): 1) die Urmundlippen (*ul*), an welchen sich das äussere Keimblatt in das parietale Mittelblatt umschlägt, und 2) die Ränder der durch die Coelombildung bedingten Urdarmfalten (*dl*), an welchen Darmdrüsenblatt und viscerales Mittelblatt in einander übergehen. Beim Urmundschluss verwachsen nun in der Regel in den verschiedenen Wirbelthierclassen nur die Urmundlippen (Fig. 117 *D*), während die Ränder der Urdarmfalten durch einen kleinen Abstand von einander getrennt bleiben und so von beiden Seiten her die Chordaanlage (*ch*) begrenzen, welche sich an der Verschlussstelle bildet und an der oberen Begrenzung des Urdarms Theil nimmt. Von diesem Bildungstypus findet bei den Säugethieren eine kleine Abweichung in der Weise statt, dass auch die Ränder der Urdarmfalten von Anfang ihrer Entstehung an in die Medianebene zusammen zu liegen kommen und hier entweder vorübergehend mit einander verschmelzen, wie es bei den Urmundlippen später dauernd der Fall ist, oder wenigstens sich dicht berühren und verkleben. (Fig. 117, *C*, *dl*.)

Der Chordacanal ist daher eine mehr nebensächliche und vorübergehende Bildung, der eine besondere Bedeutung nicht zukommt. Der in ihm enthaltene kleine Hohlraum entspricht nicht dem ganzen Urdarm, da zu letzterem auch von vornherein der unter dem Darmdrüsenblatt gelegene Raum gehört. Der Chordacanal öffnet sich denn auch später wieder, wie van Beneden beschreibt, zuerst in seiner Mitte in die Keimblasenhöhle durch mehrfache Oeffnungen, die bald zu einer einzigen Längsspalte zusammenfliessen. Man könnte das auch so ausdrücken, dass die mit einander verklebten Ränder der Urdarmfalten auf einem gewissen Stadium wieder auseinanderweichen. Schliesslich ist der ganze Chordacanal mit Ausnahme des typischen Canalis neurentericus mit dem Haupttheil der Urdarmhöhle (Keimblasenhöhle) wieder vereinigt.

Den Grund zur Entstehung dieser Modification bei den Säugethieren würde man wohl darin zu suchen haben, dass vom Beginn des Einstülpungsprocesses an alle Faltenbildungen auf einen sehr engen Raum am Hensen'schen Knoten zusammengedrängt sind, in Folge dessen sich ihre Lippen von allem Anfang an berühren und erst später in die Normallage übergehen.

Um meine Auffassung der Keimblattbildung bei Säugethieren zu veranschaulichen, füge ich zu den zwei schon oben gegebenen Schemata (Fig. 78) über die Gastrulation noch zwei weitere Schemata hinzu, in welchen ich die anschliessenden Stadien in ähnlicher Weise, wie es KEIBEL gethan hat, erläutere.

Schema 118 *A* zeigt uns, wie von der Urmundstelle aus neue Zellenmassen zwischen das äussere und das primäre innere Keimblatt (Lecithophor [BENEDEN], Paraderm, Dotterentoderm) hineinwachsen. Sie sind auch in dem Schema 78 *A* und *B* bereits als eine den Urmundrand umgebende Verdickung (*mk*) angedeutet. Sie liefern die mittleren Keimblätter zur Umgrenzung der Leibeshöhlen, die als zwei Spalträume mit eingezeichnet sind, ähnlich wie es in dem Schema für die Amphibienentwicklung (Fig. 91) geschehen ist.

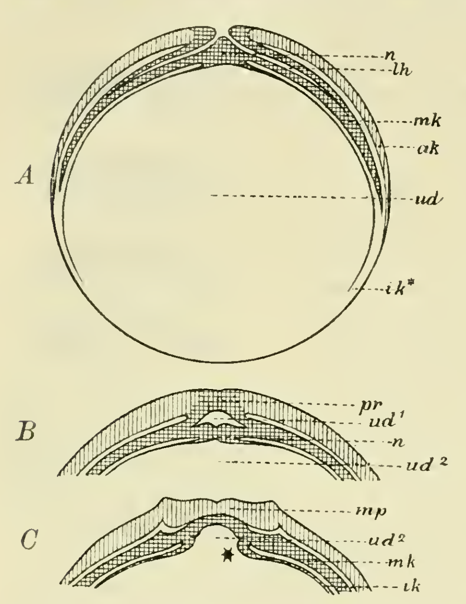


Fig. 118. **Schemata für die Entwicklung des mittleren Keimblatts und des Chordacanals der Säuger**, abgeändert nach KEIBEL.

ak, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *ik** Grenze des inneren Keimblatts, *ud* Urdarm, ud^1 als Chordacanal abgetrennter Theil des Urdarms, ud^2 aus der Keimblasenhöhle abstammender Theil des Urdarms, *lh* Leibeshöhle, *n* Nath der Urdarmlippen, *pr* Primitivrinne, *mp* Medullarplatte.

Die zweite Figur 118 *B* zeigt die mittleren Keimblätter dicht zusammengepresst bis auf eine an der Urmundnaht gelegene Stelle, welche dem Chordacanal der Autoren entspricht und als der eigentliche Urdarm, der später in die Keimblasenhöhle durchbrechen soll, gedeutet worden ist.

In der dritten Figur endlich (118 *C*) hat der Durchbruch oder die Eröffnung des Chordacanals stattgefunden, indem die nach unserer Auffassung auf früheren Stadien nur verklebten Ränder der Urdarmfalten auseinandergewichen oder auch streckenweise eingerissen und rückgebildet sind.

Reptilien. Die bei den Säugethieren aufgefundenen Verhältnisse enthalten höchst auffällige und bemerkenswerthe Anklänge an die Reptilienentwicklung. Nachdem am Anfang der Gastrulation sich das innere Keimblatt (Paraderm, KUPFFER, oder Dotterblatt) in der früher erwähnten Weise angelegt hat, bildet sich von der vorderen Urmundlippe aus eine nach vorn gerichtete schlauchförmige Einstülpung aus, die namentlich beim Gecko eine erhebliche Länge erreicht und sich zwischen äusseres und primäres inneres Keimblatt trennend dazwischenschiebt (Fig. 119 *A* u. *B*). Zu beiden Seiten vom Schlauch gehen, wie Querschnitte ergeben, solide dünne Zellplatten aus, welche die mittleren Keimblätter in ihrer ersten Anlage darstellen (Fig. 121 *A*). Von verschiedenen Forschern, insbesondere auch von WILL, dem wir über die Keimblattbildung der Reptilien schätzbare Aufschlüsse verdanken, wird der Schlauch als Urdarm bezeichnet. Er entspricht ganz offenbar der Bildung, welche bei den Säugethieren als

Chordacanal während der Entwicklung vorübergehend auftritt. Wie dieser zwischen äusseres Keimblatt und Lecithophor (VAN BENEDEN), so ist jener zwischen äusseres Keimblatt und Paraderm oder Dotterblatt eingebettet, und beide lassen an ihren seitlichen Rändern das mittlere Keimblatt als zwei Zellenplatten hervorwachsen.

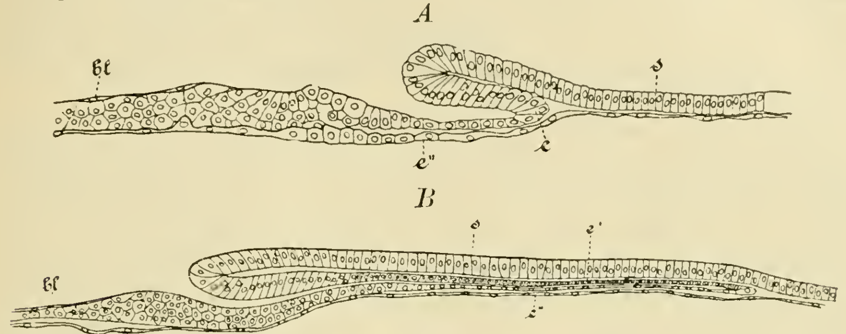


Fig. 119 *A*. **Medianer Längsschnitt durch einen Embryo des Gecko** (Platydactylus mauritanicus) mit bereits nach vorn gerichteter Urdarmeinstülpung. Nach WILL.

s äusseres Keimblatt des Schildes, *bl* desgleichen der Area opaca, *e'* Urdarmblatt, *e''* Dotterblatt.

Fig. 119 *B*. **Medianer Längsschnitt durch einen Embryo vom Gecko im Gastrulastadium.** Nach WILL.

Bezeichnung wie in Figur 119 *A*.

Die Gleichheit der beiden Bildungen wird aber insbesondere durch das weitere Verhalten über jeden Zweifel sicher gestellt. Wie bei den Säugethieren der Chordacanal sich in die Keimblasenhöhle, so öffnet sich bei den Reptilien der als Urdarm erklärte Schlauch in den zwischen Dotter und Dotterblatt gelegenen Raum. Nach der Darstellung von WILL verschmilzt stellenweise die untere Wand des Urdarms mit dem darunter gelegenen Dotterblatt. Dann finden hier und da Zerreissungen und Durchbrechungen statt, die schliesslich in einen Spalt zusammenfliessen, durch welchen seiner ganzen Länge nach der Schlauch mit dem Raum unter dem Dotterblatt in Verbindung gesetzt wird. Nur am hintersten Ende erhält sich ein Rest des Schlauches als KUPFFER'scher Gang oder Canalis neurentericus. (Fig. 120.)

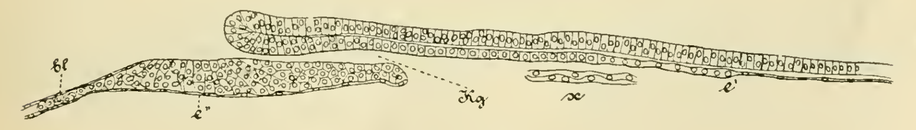


Fig. 120. **Medianer Längsschnitt durch einen Embryo vom Gecko, dessen Urdarm (resp. Chordacanal) im Durchbruch begriffen ist.** Nach WILL.

Kg KUPFFER'scher Gang, bei *x* ein vorläufig stehen gebliebener Rest der unteren Wand des Chordacanals nebst dem darunter wegziehenden Dotterblatt. Die übrige Bezeichnung wie in Figur 119 *A*.

Nach meiner Meinung bietet sich bei diesen merkwürdigen Verhältnissen der Reptilien dieselbe Erklärung wie für den Chordacanal der Säugethiere dar. Nachdem am Beginn der Gastrulation das innere Keimblatt (Paraderm, Dotterblatt) gebildet ist, wachsen vom Urmundrand aus zwischen dieses und das äussere Keimblatt die mittleren Keimblätter hinein. Hierbei verlöthen

nicht nur die Ränder der Urmundlippen, sondern auch die Ränder der Urdarmfalten mit einander; in Folge dessen wird von der erst gebildeten, zwischen Dotter und Dotterblatt gelegenen Urdarmhöhle ein enger schlauchförmiger Theil abgetrennt, von welchem seitlich die mittleren Keimblätter ausgehen. Wie am Conjunctivalsack die Ränder der Augenlider vorübergehend verwachsen und sich später wieder trennen, so weichen auch hier die verlötheten Urdarmfalten nachträglich wieder aus einander und lassen beide von Anfang an zusammengehörige Abtheilungen des Urdarms wieder in einen Raum zusammenfliessen.

Schon von verschiedenen Seiten (Wenkebach, Keibel) ist geltend gemacht worden, dass bei den Reptilien und Säugethieren sich die Gastrulation in zwei Absätzen vollziehe. Es lassen sich von diesem Gesichtspunkte aus die Erscheinungen auch recht gut darstellen, nur muss ich hinzufügen: das gilt in gleicher Weise auch für die Fische, Amphibien und Vögel. In der ersten Phase der Gastrulation wird an der Urmundlippe das primäre innere Keimblatt eingestülpt, das hauptsächlich zur Auskleidung der Kopfdarmhöhle verwandt wird, in deren Bereich der Keim längere Zeit nur zweiblätterig bleibt. In der zweiten Phase liefert das Zellenmaterial,

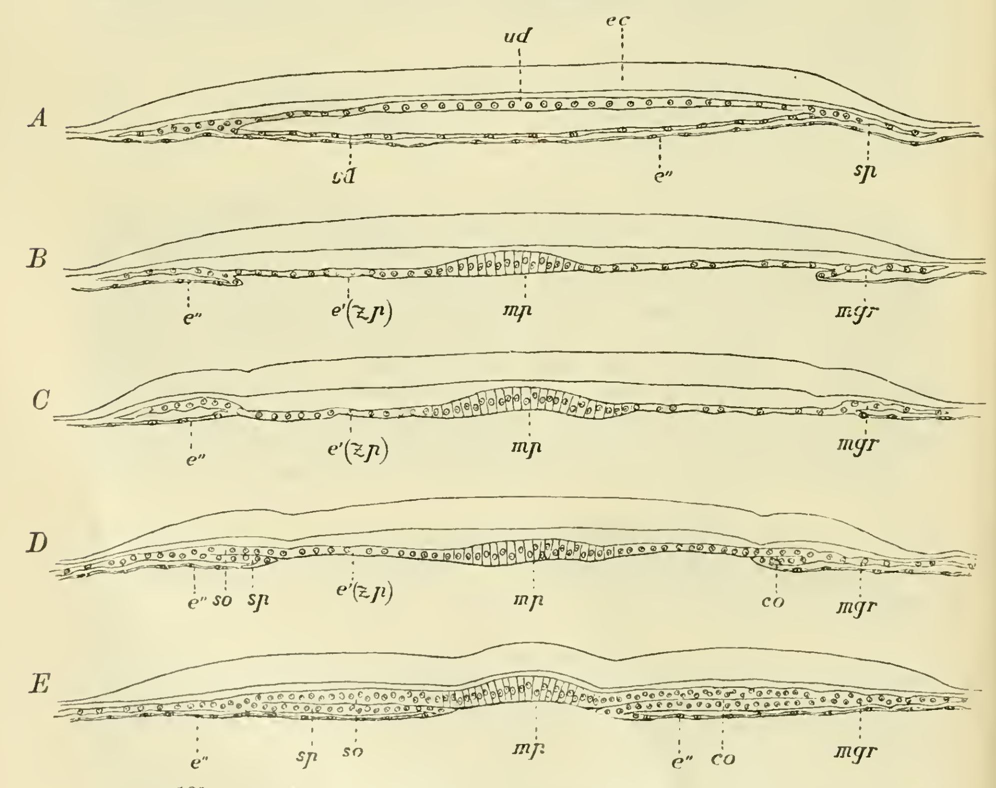


Fig. 121. *A—E.* **Querschnitte durch die vordere Urdarmregion eines Embryo vom Gecko auf 5 verschiedenen Entwicklungsstadien.** Nach Will.
ec äusseres Keimblatt, *ud* dorsale, *vd* ventrale Urdarmwand, *e′* Urdarmblatt, *e″* Dotterblatt des Entoderms, *sp* solide Seitenplatte des Urdarms, welche die erste Anlage des gastralen Mesoderms darstellt, *mp* Chordaanlage, *e′(zp)* Zwischenplatte der dorsalen Urdarmwand, *mgr* mittleres Keimblatt, *so* parietales, *sp* viscerales Mittelblatt, *co* Spalte der Leibeshöhle.

welches an den sich weiter ausdehnenden Urmundlippen nach innen wächst, das mittlere Keimblatt. So lassen sich bei Lichte besehen die Processe, welche in diesem Lehrbuch aus didaktischen Gründen im fünften und sechsten Capitel gesondert dargestellt worden sind, nicht scharf von einander trennen, wenn wir vom Amphioxus absehen. Es lässt sich die Entwicklung der mittleren Keimblätter recht gut als eine zweite Phase oder als eine weiter fortgesetzte Gastrulation kennzeichnen, als eine vom Urmundrand aus erfolgende, weitere Einstülpung von Zellenmassen.

Noch in einem zweiten Punkt giebt die Reptilienentwicklung zu einer Bemerkung Veranlassung. Bei den Säugethieren liegen nach dem Durchbruch des Chordacanals die Ränder der Urdarmfalten zu beiden Seiten der Chordaanlage, wie es auch bei den Amphibien der Fall ist. Bei den Reptilien dagegen sind sie, wenn die oben erwähnte Durchbrechung erfolgt ist, durch einen weiteren Abstand von einander entfernt (Fig. 121 *B C D*). Denn die aus hohen Cylinderzellen bestehende Chordaanlage (*mp*) geht jederseits in ein Blatt abgeflachter Entodermzellen über, welches WILL als Zwischenplatte (*e' zp*) der dorsalen Urdarmwand unterschieden hat; dann treten erst die Urdarmfalten (*e''*) auf und bezeichnen die Gegend, wo die Embryonalanlage dreiblättrig zu werden anfängt, während sie im Bereich von Chordaanlage und Zwischenplatte zweiblätterig ist. Im weiteren Verlauf der Entwicklung wachsen nun die beiden Urdarmfalten nach der Medianebene unter der Zwischenplatte einander entgegen, bis sie den Rand der Chordaanlage erreicht haben (Fig. 121 *E*). Durch diese „Unterwachsung der Zwischenplatten" haben die mittleren Keimblätter nach innen einen breiten Zuwachsstreifen erhalten. Die Zwischenplatte selbst ist dabei zum Hautfaserblatt geworden; die obere Lamelle der vorwachsenden Urdarmfalte hat das Darmfaserblatt geliefert. „Beide fassen einen freilich nur spaltförmigen abgeschnürten Theil des Urdarmlumens als Coelomspalt zwischen sich." Weiterhin setzen zu beiden Seiten der Chordaanlage, auch bei den Reptilien, die Abschnürungs- und Verschmelzungsprocesse ein, in der typischen Weise, wie sie schon früher nach den Befunden, welche Amphioxus und die Amphibien liefern, ausführlich dargestellt worden sind.

In diesen Befunden hat WILL, ebenso wie auch andere Forscher (insbesondere MITSIKURI), welche sich mit der Reptilienentwicklung beschäftigt haben, ein neues und schätzbares Material von Thatsachen geliefert zu Gunsten der von mir vertretenen Theorie, „dass die Coelomsäcke als abgeschnürte Theile des Urdarmlumens aufzufassen sind". Allerdings giebt WILL hinsichtlich des Zustandekommens der Abschnürung eine von der meinigen etwas abweichende Darstellung. Seine Angaben von dem weiten Auseinanderstehen der Ränder der Urdarmfalten scheinen mir aber auch für die Reptilien nur für die vorderste Region der Embryonalanlage zuzutreffen, wenigstens beziehen sich Abbildungen und Beschreibungen nur auf diese. Nach der Primitivrinne zu und im Bereich derselben werden die Befunde wohl etwas andere sein.

2. Die Urmundtheorie.

Der Urmund ist ein Organ, welches in der Entwicklung der Wirbelthiere eine ausserordentlich wichtige Rolle spielt. Denn in seiner nächsten Umgebung laufen alle Entwicklungsprocesse ab, welche für die ganze Gestaltung des Wirbelthierkörpers grundlegend sind. Es empfiehlt sich daher, der genaueren Untersuchung des auf den vorhergehenden

Blättern schon oft genannten Urmundes noch einen besonderen Abschnitt zu widmen.

Eine Oeffnung, an welcher sich das innere Keimblatt eingestülpt hat, und an welcher die durch Einstülpung entstehende Urdarmhöhle noch mit der Aussenwelt in Verbindung bleibt, lässt sich jetzt nur in der Entwicklung des Amphioxus, der Cyclostomen und Amphibien (Fig. 123) mit aller Deutlichkeit erkennen. Bei den übrigen Wirbelthieren sind Bildungen, welche dem Urmund entsprechen, nur durch genaue Untersuchung und vergleichende Betrachtung nachzuweisen. Es sind die Stellen, die oben als Sichelrinne, Prostoma und Primitivrinne beschrieben wurden, und die dadurch charakterisirt sind, dass sich an ihnen das äussere in das innere, resp. mittlere Keimblatt umschlägt. In ihrer Deutung stelle ich mich vollständig auf die Seite derjenigen Forscher, welche, wie Balfour, Hatschek, Kupffer, Hoffmann, van Beneden, L. Gerlach, Rabl, Rückert etc., in ihnen eine dem Urmund der niederen Wirbelthiere gleichwerthige, nur etwas modificirte Bildung erblicken, und welche die Primitivfalten den seitlichen, nur dicht zusammengedrückten Lippen des Urmundes vergleichen. Wenn wir sowohl die zuerst auftretende Sichelrinne, als die später erscheinende Primitivrinne als Urmund bezeichnen, so wird es auf den ersten Blick befremden, dass die eine in der Querachse, die andere in der Längsachse des Wirbelthierkörpers verläuft. Der hierin scheinbar liegende Widerspruch kann aber leicht beseitigt werden; denn es lässt sich zeigen, dass die eine in die andere Bildung durch Lage- und Formveränderungen allmählich übergeht, dass der zuerst querverlaufende Spalt sich in einen längsgerichteten umwandelt. Für die Reptilien hat dies Kupffer mit Sicherheit festgestellt. Nach seinen Zeich-

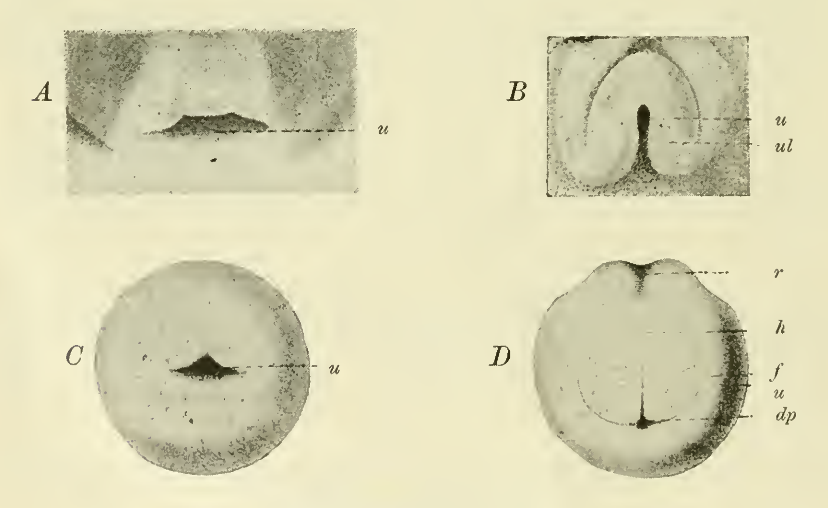


Fig. 122. *A* und *B*. **Ein Stück einer jüngeren und einer älteren Embryonalanlage von Emys europaea, mit dem Prostoma oder Urmund** (*u*) nach Kupffer.

ul Urmundlippe.

C und *D*. **Zwei Eier von Triton taeniatus vom Urmund aus gesehen, das eine 30 Stunden, das andere 58 Stunden nach künstlicher Befruchtung.**

u Urmund, *h* Höcker zwischen Urmund und Rückenrinne, *f* halbkreisförmige Furche, welche das Urmundfeld einschliesst, *dp* Dotterpfropf.

nungen geht z. B. bei Emys europaea die in Figur 122 *A* dargestellte quere Einsenkung (*u*) auf einem späteren Stadium in die daneben gezeichnete Form (Fig. 122 *B*, *u*) über. Für die Vögel sind die oben (S. 126, Fig. 98) mitgetheilten Untersuchungen Duval's beweisend. Auch ist bei der Frage noch die Thatsache mit in Rechnung zu bringen, dass schon bei den Amphibien sich eine ganz entsprechende Umwandlung des Urmunds vollzieht. Wie die vorstehenden Abbildungen (Fig. 122 *C* u. *D*) zeigen, ist der Urmund der Amphibien bei seinem frühesten Auftreten ein quergerichteter Spalt (Fig. 122 *C*, *u*). Dann wird er kreisrund und umschliesst mit seinen Lippen eine nach aussen hervorschauende Fortsetzung der ins Innere aufgenommenen Dottermasse, den Dotterpfropf, verengt sich und geht nach vorn in eine längsgerichtete Rinne über. Schliesslich erscheint er (Fig. 122 *D*, *u*) als eine am Ende der Medullarfurche gelegene, tiefe Rinne, mit einer kleinen, von einem Dotterpfropf ausgefüllten, kreisrunden Oeffnung. (Siehe auch Fig. 63.)

Für die Deutung der Primitivrinne als Urmund lassen sich ferner drei nicht unwichtige Gesichtspunkte geltend machen.

Erstens ist die Primitivrinne, auch wenn eine offene Canalbildung fehlt, der einzige Ort in der ganzen Keimscheibe, an welchem jeder Zeit, wie am Urmund der Amphibien, ein Zusammenhang aller Keimblätter vorhanden ist.

Zweitens entwickeln sich bei den höheren Wirbelthieren die einzelnen Hauptorgane des Körpers wie Chorda, Nervenrohr, Ursegmente, in derselben Weise vor der Primitivrinne, wie bei dem Amphioxus und den Amphibien vor dem Urmund. Primitivrinne und Urmund nehmen stets das hintere Körperende ein. Der sogenannte Kopffortsatz des Primitivstreifens ist nichts Anderes, als die erste Anlage der Chorda.

Drittens kann man in den Oeffnungen, die als Canales neurenterici im Primitivstreifen auf einem früheren oder späteren Entwicklungsstadium bei Vögeln, Reptilien und Säugethieren (siehe S. 130, 138) nachgewiesen worden sind, noch einen Hinweis darauf erblicken, dass hier von Anfang an eine offene Verbindung zwischen innerem und äusserem Keimblatt vorgelegen hat, dass diese Verbindung durch Verlöthung der Urmundränder geschwunden ist, sich aber theilweise in Folge begünstigender Wachsthumsprocesse wiederherstellen kann. Zugleich vermittelt der Canalis neurentericus, wo er im Primitivstreifen wieder auftritt, in durchaus derselben Weise wie der Urmund des Amphioxus, der Amphibien und Selachier eine sehr charakteristische Verbindung zwischen dem hinteren Ende des Nerven- und des Darmrohrs (vgl. Fig. 96 mit 104 *ne*).

Bei der Deutung der Primitivrinne als Urmund muss ich noch einer etwas abweichenden Ansicht entgegentreten. Einige Forscher (Balfour, Rauber etc.) erblicken in der Primitiv- und Sichelrinne der meroblastischen Eier nur einen kleineren Theil des Urmunds; als seinen grösseren Theil deuten sie den von dem gesammten Keimscheibenrand umspannten Bezirk, der von der Dottermasse eingenommen wird, und bezeichnen ihn als den Dotterblastoporus[1]). Nach ihrer Auffassung, wie auch nach der ursprünglichen Annahme von Haeckel, ist

---

[1]) Rauber hat für die verschiedenen Abschnitte, die er für den Urmund annimmt, die Bezeichnungen Prostoma sulcatum longitudinale (Primitivrinne), Prostoma sulcatum falciforme (Sichelrinne) und Prostoma marginale (Dotterblastoporus) vorgeschlagen.

die zweiblätterige Keimscheibe eine flach ausgebreitete Gastrula, die mit ihrem Urmundrand der Dotterkugel aufliegt, sie allmählich umwächst und gleichsam wie einen Nahrungsballen schliesslich vollständig in ihr Inneres aufnimmt. Die Primitivrinne ist ein kleiner, vom Ganzen abgesonderter Theil des Urmundes, welcher mit der Entwicklung des mittleren Keimblattes im Zusammenhang steht. Beide Theile trennen sich vollständig von einander und schliessen sich zu verschiedenen Zeiten, ein jeder für sich, der Dotterblastoporus oft spät an dem vom Embryo abgewendeten Pole des Dottersackes.

Eine derartige Annahme eines doppelten Urmundes scheint mir nicht haltbar zu sein. Als Urmund schlage ich vor nur diejenige Stelle des Keims zu bezeichnen, an welcher wirklich, wie bei der Gastrulabildung des Amphioxus und der Amphibien, eine Einstülpung von Zellen stattfindet, durch welche die Furchungshöhle verdrängt wird. Ein solcher Process vollzieht sich bei den Selachiern nur an dem halbmondförmigen hinteren und seitlichen Theil des Keimscheibenrandes, bei den Reptilien und Vögeln an den als Sichelrinne und Primitivrinne bezeichneten Stellen. Von hier geht dann später auch einzig und allein die Entwicklung des mittleren Keimblattes aus.

Eine ganz andere Bedeutung besitzt der vordere Rand der Keimscheibe der Selachier und nach Umwandlung der Sichelrinne zur Primitivrinne der ganze Keimscheibenrand der Reptilien und Vögel. Derselbe zeigt ein anderes Verhalten, als die Primitivrinne oder der Urmundrand; er ist eine Besonderheit der meroblastischen Eier, die mit der Entstehung der partiellen Furchung auf das Innigste zusammenhängt. Er bezeichnet uns die Stelle, an welcher der gefurchte in den nicht gefurchten Theil des Keims übergeht, an welcher im Dotter freie Kerne lagern, an welcher durch Vermittlung derselben eine Nachfurchung bis in späte Stadien des Entwicklungsprocesses und so auch zu der Zeit stattfindet, wo durch die am Urmund eintretende Einstülpung die beiden primären Keimblätter gebildet sind. Auf Kosten des durch Nachfurchung sich fortwährend vermehrenden Zellenmaterials vergrössern sich die Keimblätter an der Uebergangsstelle in den Dotter und wachsen so allmählich über den ungefurcht bleibenden Theil herüber. Während am Urmund Einstülpung bereits vorhandener Zellen stattfindet, erfolgt am Keimscheibenrand Neubildung von Zellen, dadurch Vergrösserung des Randtheils und Umwachsung des Dotters. Ich schlage daher für ihn den Namen Umwachsungsrand der Dotterkugel vor. Von einer besonderen Oeffnung oder einem Dotterblastoporus kann nicht die Rede sein, da der Dotter zum Keim organisch hinzugehört, wie er denn auch in den gefurchten Theil desselben vermittelst der Schicht, welche die Dotterkerne führt, continuirlich übergeht.

Wenn wir zwischen den Thieren mit meroblastischen Eiern und den Amphibien einen Vergleich anstellen wollen, auf einem Stadium, wo die Gastrulation noch nicht beendet ist, so entspricht der Urmund der Amphibien, der auf nebenstehendem Durchschnitt durch eine Tritongastrula (Fig. 123) mit dem Buchstaben *u* gekennzeichnet ist, dem Prostoma der Reptilien und der Sichelrinne und Primitivrinne der Vögel; die noch frei zu Tage liegende Masse der Dotterzellen entspricht

dem noch nicht von den Keimblättern umwachsenen Dottermaterial; die mit einem Stern bezeichnete Stelle, an der bei den Amphibien die kleinzellige Schicht in den Haufen der Dotterzellen übergeht oder die Randzone GÖTTE's ist dem Umwachsungsrand der meroblastischen Eier zu vergleichen.

Je nachdem man nun das Ei eines Teleostiers, eines Selachiers oder eines Reptils und Vogels vor sich hat, zeigen Urmundrand und Umwachsungsrand in ihrem Verhältniss zu einander und zur Bildung des Embryo einige grössere, recht interessante Verschiedenheiten. Zur bequemen Erklärung derselben mögen 3 Reihen von schematischen Zeichnungen dienen, Schemata für den Gastrulationsprocess eines Teleostiers (Fig. 124), eines Selachiers (Fig. 125) und eines Amnioten (Fig. 126).

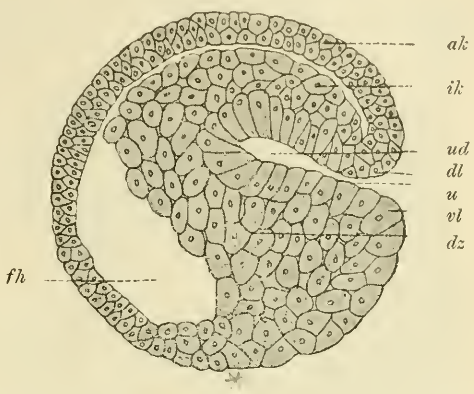


Fig. 123. **Längsdurchschnitt durch eine Gastrula von Triton.** Siehe Erklärung Fig. 62 auf Seite 98.

In den Zeichnungen ist der Urmundrand auf seinen verschiedenen Formzuständen durch eine dunkelschwarze Linie, der Umwachsungsrand dagegen durch eine punktirte Linie kenntlich gemacht.

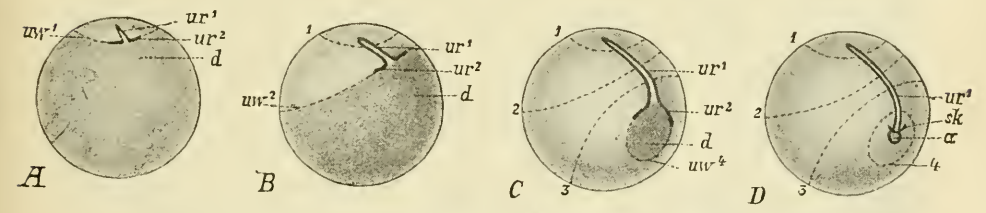


Fig. 124. **Schemata, um die Bildung eines Lachsembryo durch Zusammenrücken und Verwachsen der Urmundränder und um das Verhältniss des Urmundrandes** (*ur*) **zum Umwachsungsrand** (*uw*) **zu zeigen.** *uw* Umwachsungsrand. Durch die Zahlen 1—4 werden die einzelnen Stadien seines Vorrückens bezeichnet. *d* Dotter. ur^1 Urmundrand, der sich in der Urmundnaht zusammengelegt hat. ur^2 Urmundrand, der mit der Peripherie der Keimscheibe zusammenfällt. *a* After. *sk* Schwanzknospe.

Was zunächst die Teleostierentwicklung betrifft, so stellt Figur 124 *A* schon ein etwas weiter vorgerücktes Stadium dar. Die Urmundlippe, die am Beginn der Einstülpung mit dem Rand der Keimscheibe zusammenfiel und die Form einer Sichel besass, hat jetzt eine nach der Scheibenmitte gerichtete Einbuchtung (ur^1) erhalten. Dieselbe ist dadurch entstanden, dass linke und rechte Hälfte der zuerst gebildeten Urmundlippe nach dem von HIS entdeckten Modus einander entgegenwachsen und sich in der Richtung eines nach der Mitte der Keimscheibe zu gezogenen Radius, welcher die Längsachse des zukünftigen Embryo bezeichnet, zusammenlegen in demselben Maasse, als die ganze Scheibe sich in der Fläche über die Dotterkugel weiter ausbreitet. Der Theil,

der durch Zusammenlegung und von vorn nach hinten fortschreitende Verwachsung des Urmundrandes gebildet wird, gehört dem Kopfbereich an und sitzt wie ein Höcker, „wie ein Vorstoss nach vorn“ (RAUBER) dem Keimscheibenrand auf.

Drei Processe greifen dann beim Fortgang der Entwicklung längere Zeit in einander. Erstens wird ein immer grösserer Theil der Dotterkugel von den Keimblättern umwachsen (Fig. 124 *B* u. *C*). Die Umwachsung geschieht dabei an der Stelle, wo der Embryo sich bildet, viel langsamer, als in dem übrigen Umfang der Scheibe, was durch einen Vergleich der Figuren *A*—*C* sofort klar wird. Denn während in Figur *B* z. B. der Umwachsungsrand von der Zahl ^{1} zu ur^2 fortgerückt ist, beträgt die Zunahme im embryobildenden Bezirk nur etwa den dritten oder vierten Theil davon. Es kann dies kaum Wunder nehmen, da bei der Embryobildung ganz andersartige und complicirtere Zellverschiebungen, Einfaltungsprocesse u. s. w., als bei der einfachen Umwachsung stattfinden. Daher darf auch nicht auf ein grösseres Maass von Zellbildung am rascher fortschreitenden Umwachsungsrand geschlossen werden, denn eher wird das Gegentheil der Fall sein.

Zweitens wächst durch Zusammenlegung des Urmundrandes der embryonale Körper in die Länge, indem sich an den zuerst entstandenen Kopftheil die Halsregion, die Brustregion etc. successive anschliesst. Die Darstellung dieses wichtigen Vorgangs wird verständlicher werden, wenn man an der Urmundlippe von dem Augenblick an, wo sich die Kopfregion angelegt hat, zwei verschiedene Abschnitte unterscheidet, den Abschnitt ur^1 und ur^2. Mit ur^1 bezeichne ich den Theil des Urmundes, der sich durch mediane Vereinigung seiner Ränder in der Urmundnaht geschlossen hat, mit ur^2 dagegen den Theil der Urmundlippe, der am hinteren Ende der Embryonalanlage rechtwinklig umbiegt und mit dem Rand der Keimscheibe zusammenfällt. Den letzteren kann ich daher auch kurzweg als randständigen oder offenen Theil des Urmundes, den ersteren als seinen verwachsenen Theil benennen. Die Längenzunahme der Embryonalanlage geht dann in der Weise vor sich, dass sich die verwachsene Urmundstrecke continuirlich auf Kosten des offenen (oder randständigen) Urmundtheils vergrössert, indem linke und rechte Lippe nach der Medianebene zusammenrücken und verschmelzen.

Durch den allmählich von vorn nach hinten fortschreitenden Process würde der offene oder randständige Theil der Urmundlippe bald aufgebraucht werden, wenn er nicht auch seinerseits den Verlust beständig wieder durch Zuwachs ersetzen würde. Der Ersatz geschieht dadurch, dass sich der Einfaltungsprocess, der überhaupt die Urmundlippe in's Leben gerufen hat, am jeweiligen Keimscheibenrand langsam weiter fortsetzt, und dass dadurch immer neue Strecken des Umwachsungsrandes in Urmundrand umgewandelt werden.

Der Gastrulationsprocess des Teleostiereies dehnt sich mithin über einen längeren Zeitraum der Entwicklung aus, als gewöhnlich beschrieben wird, und nimmt, während sich im vorderen Bereich der Embryonalanlage schon verschiedene Organe differenziren, am Rand der Keimscheibe (am offenen Theil des Urmundrandes) in der ursprünglichen Weise seinen Fortgang. Er findet seinen Abschluss erst dadurch, dass sich die seitlichen Urmundlippen an ihrem hinteren Ende durch Ausbildung einer ventralen

Lippe mit einander verbinden, wodurch erst ein in sich zum Ring geschlossener Einstülpungsrand hergestellt wird (Fig. 124 *D*). Zu dieser Zeit ist auch die Umwachsung der Dotterkugel beendet, und wird hierbei der letzte Rest des Umwachsungsrandes in das Schlussstück des Urmunds umgewandelt.

Zwischen dem Gastrulationsprocess der Teleostier und der Amnioten vermitteln die Selachier einen Uebergang (Fig. 125 *A* u. *B*). Während längerer Zeit geht die Bildung des Embryo durch Verwachsung der Urmundränder auch bei den Selachiern in der für das Teleostierei genauer durchgeführten Weise vor sich. (Figur 124 *A* u. *B* kann daher auch für die ersten Stadien der Selachierentwicklung dienen.) Dann aber wird eine Modification des Processes durch die beträchtliche Grösse des Dotters nothwendig. Es hat nämlich der Umwachsungsrand der Keimscheibe den Dotter noch nicht ganz einhüllen können zu der Zeit, wo sich die seitlichen Urmundlippen nach hinten schon unter Bildung einer ventralen Urmundlippe vereinigen. In Folge dessen treten jetzt für die Selachier charakteristische Veränderungen ein, welche durch die Figur 125 *A* und *B* schematisch wiedergegeben sind.

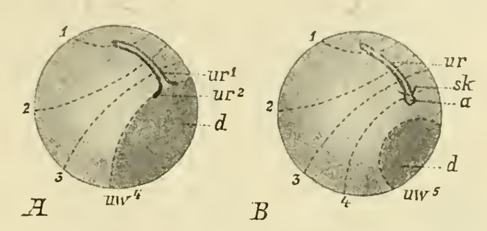


Fig. 125. **Schemata, um das Verhältniss von Urmundrand** (*ur*) **und Umwachsungsrand** (*uw*) **bei Selachierembryonen zu erklären.** Bezeichnungen wie in Fig. 124.

Umwachsungsrand (*A*, uw^4) und Urmundrand (ur^2) trennen sich von einander (*B*, uw^5). Die Embryonalanlage löst sich vom Rand der Keimhaut ab. Hinter dem Embryo bildet der Umwachsungsrand einen in sich geschlossenen Ring (uw^5), innerhalb dessen der Dotter (*d*) noch eine Zeit lang frei zu Tage liegt, bis er durch fortschreitende Verkleinerung des Ringes auch überwachsen ist. Balfour hat diesem Ring den Namen Dotterblastoporus beigelegt und in ihm einen Theil des Urmunds erblickt. Wie schon früher gesagt, halte ich diese in der Litteratur verbreitete Ansicht für eine irrige. Denn erstens liegt am sogenannten „Dotterblastoporus" überhaupt keine Oeffnung vor, durch welche man in einen Hohlraum gelangt, wie es am Urmundrand, soweit er noch nicht verwachsen, der Fall ist. Durch den Umwachsungsring kommt man in die Dottermasse, die wir uns auch durch einen Haufen von Dotterzellen, in welche sich der Umwachsungsrand verliert, ersetzt denken können.

Von den Selachiern aus genügt ein kleiner Schritt, um die Verhältnisse der Reptilien und Vögel (Fig. 126 *A* u. *B*) zu verstehen. Der Urmundrand der Keimscheibe ist die Sichelrinne; diese schliesst sich hier aber, indem sie sich in die Primitivrinne umwandelt, wie Duval des Näheren beschrieben hat (Fig. 98), schon

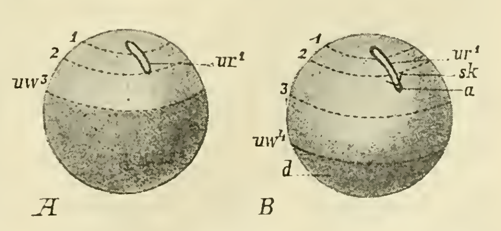


Fig. 126. **Schemata, um das Verhältniss zwischen Urmund und Umwachsungsrand bei Reptilien und Vögeln zu erklären.** Bezeichnungen wie in Fig. 124.

ausserordentlich frühzeitig zu einem Ring in sich ab und trennt sich dabei vom Umwachsungsrand geraume Zeit, bevor sich im vordersten Bereich des Urmundringes Medullarfalten, Chorda und Ursegmente anlegen. Die Embryonalanlage giebt daher bei den Amnioten sehr viel früher als bei den Selachiern ihre randständige Lage auf und findet sich bald in der Mitte der Keimscheibe überall gleich weit vom Umwachsungsrand entfernt. Die Figur 126 *A* u. *B* kann als Schema für diese abgekürzte und beschleunigte Art der Urmundbildung und der von ihr früh unabhängig gewordenen Dotterumwachsung dienen.

Der Unterschied zwischen der Urmundbildung (Gastrulationsprocess) und der Dotterumwachsung der Teleostier, Selachier und Amnioten lässt sich kurz in folgende Sätze zusammenfassen.

Bei den Teleostiern hat der Umwachsungsrand der Keimscheibe den Dotter fast vollständig eingehüllt, noch ehe der Urmund seinen distalen Abschluss erhalten hat. In Folge dessen wird der letzte Theil des Umwachsungsrandes, wenn er am hinteren Ende der Embryonalanlage nur noch einen kleinen Ring umgrenzt, zur Ausbildung des Urmundrandes mit aufgebraucht. Der Embryo bleibt daher bis zuletzt, wie man sich ausdrückt, randständig. Bei den Selachiern tritt der Urmundschluss schon ein, wenn der Umwachsungsrand einen Theil des Dotters noch nicht überzogen hat. Von diesem Augenblick wird die bis dahin randständige Embryonalanlage von der Keimscheibe abgelöst; der Umwachsungsring schliesst sich getrennt vom Embryo. Bei Reptilien und Vögeln endlich erfolgt die Trennung vom Urmundrand und Umwachsungsrand der Keimscheibe ausserordentlich frühzeitig, so dass dadurch die Embryonalanlage bald entfernt vom Umwachsungsrand mehr in die Mitte der Keimhaut zu liegen kommt.

Endlich ist noch ein wichtiger Punkt in der Urmundbildung nach mehreren Seiten hin klarzustellen.

Wenn man an jüngeren und älteren Keimhäuten eines Hühnchens oder eines Säugethieres die Lage der Primitivrinne beachtet, so sieht man, dass sie sich beständig verändert. Anfangs findet sich die Primitivrinne (Fig. 102 *pr*) unmittelbar hinter der Stelle, wo die Medullarwülste zuerst auftreten und sich vorn durch den queren Hirnwulst unter einander verbinden. Sie liegt also ganz im Kopfbereich der Embryonalanlage. Auf jedem folgenden Stadium ist der Abstand zwischen dem queren Hirnwulst und dem vorderen Ende der Primitivrinne ein immer grösserer geworden, und wenn man die schon ziemlich weit entwickelte Keimhaut eines Hühnchens (Fig. 103 *pr*) betrachtet, auf welcher 6 Paar Ursegmente und mehrere Hirnblasen zu sehen sind, so nimmt die Primitivrinne das hinterste Ende der Embryonalanlage ein und kommt schliesslich in die Gegend zu liegen, wo Schwanz und After entstehen.

Die meisten Forscher, wie zum Beispiel auch Balfour, suchten diese Verhältnisse durch die Annahme zu erklären, dass sich vor der Primitivrinne eine besondere Wachsthumszone vorfinde, dass von ihr aus sich immer neue Theile an den zuerst gebildeten Kopftheil des Embryo von hinten her ansetzen und ihn dadurch von der Primitivrinne weiter abdrängen. Mit dieser Annahme, zu welcher der

Beobachter wohl zunächst geführt wird, stimmen indessen die thatsächlichen Verhältnisse nicht überein, sie lehren vielmehr, dass die Zuwachszone nicht zwischen Vorderende und Urmund, sondern im Bereich des letzteren selbst am hintersten Ende der Embryonalanlage gelegen ist.

Wenn man durch jüngere und ältere Amphibienembryonen mit 10, 11, 12 oder mehr Ursegmenten Querschnittserien hindurchlegt und sie von hinten nach vorn verfolgt, so findet man erst den offenen Urmund, dann sieht man seine Ränder sich dicht zusammenlegen, dann zu einem Zellstrang verschmelzen, endlich diesen sich in Chorda und Medullarplatte sondern. Man kann in diesen Befunden nur eine Reihe sich an einander anschliessender und aus einander hervorgehender Entwicklungszustände erblicken, der Art, dass das jeweilig ältere Stadium nach vorn, das jüngere etwas weiter nach hinten gelagert ist. Wenn nun aber bei der Entstehung des 10. Ursegments ein Stück Urmund sich schliesst und ebenso bei der Entstehung des 11., 12. und so weiter, der offen bleibende Urmund aber hinter dem jeweilig letzten Segment immer noch als nahezu gleich grosser Rest vorgefunden wird, so wird man nothgedrungen zu der Annahme geführt, dass sich der hintere Theil des Urmunds durch Wachsthum in demselben Maasse ergänzen muss, als er nach vorn durch den Verschluss verliert.

Was man daher auf den einzelnen Stadien als Urmund bezeichnet, ist nicht ein und dasselbe unverändert gebliebene Organ, es sind nur verschiedene Strecken eines sich durch Wachsthum am hinteren Ende in demselben Maasse ergänzenden und erneuernden Organes, als es nach vorn durch Verwachsung und Organdifferenzirung aufgebraucht wird.

Die einzelnen Entwicklungsstadien eines Wirbelthierkeims zeigen uns immer nur einen kleinen, dem jeweiligen Stadium entsprechenden Abschnitt des Urmunds geöffnet. Wollen wir uns eine Vorstellung von seiner Gesammtausdehnung verschaffen, so müssen wir uns alle die Stellen, wo vom Beginn der ersten Einstülpung an eine Verschmelzung der Urmundränder stattgefunden hat, geöffnet denken. Ist dies geschehen, dann dehnt sich der Urmund vom vorderen Ende der Anlage des Nervensystems und der Chorda dorsalis bis zum After, also durch die ganze spätere Rückengegend des Embryo, in ganzer Länge aus.

Ein derartiger spaltförmiger Urmund, der zugleich auch noch von einem Nervenring eingeschlossen ist, tritt uns in dem Thierreich bei den Anthozoen entgegen. Auch findet er sich auf frühen Entwicklungsstadien vieler Wirbellosen, bei Peripatus, bei Anneliden und Arthropoden, bei welchen er ebenfalls vom Centralnervensystem ringartig umgeben wird. Bei Peripatus nimmt der Urmund die ganze Länge des Rückens ein und ist noch zu einer Zeit geöffnet, wo schon an seinen Rändern zu beiden Seiten des Spaltes eine Anzahl von Ursegmenten entstanden ist.

Für die vorgetragene Anschauung von der grossen Ausdehnung des Urmunds und von seinem allmählich von vorn nach hinten stattfindenden Verschluss lassen sich noch verschiedene Thatsachen, besonders

aus der Entwicklung des Amphioxus, der Amphibien und Knochenfische, anführen.

Die Gastrula des Amphioxus lässt sich zuerst in ihrer Form einer flachen, ovalen Schüssel oder einer Mütze vergleichen, an welcher das spätere hintere Ende gut dadurch zu unterscheiden ist, dass die Ektodermzellen grösser sind. Später wandelt sich die weite Mündung in ein kleines Loch um, das, am Hinterende des Embryos gelegen, an der Rückenfläche ausmündet. Hatschek hat die Frage, in welcher Weise die Verengerung des Urmundes zu Stande kommt, sorgfältig geprüft und ist durch Vergleichung der einzelnen Zwischenformen zu dem Schluss gekommen, dass dies durch Verwachsung seiner Ränder geschieht, welche vom vorderen Theil ausgeht, während der hintere stets unverändert bleibt. „Die Verwachsung erfolgt in einer Linie, welche den grösseren Theil der späteren Rückenlinie bildet."

Zu derselben Auffassung vom Urmundschluss ist Roux durch sinnreich ausgeführte Experimente an Froscheiern gelangt.

Weitere Argumente liefert die Entwicklungsgeschichte der Knochenfische, durch deren Studium His zu seiner Concrescenztheorie geführt wurde. Wie schon oben (Fig. 124 *A—D*) gezeigt wurde, wächst der embryonale Körper dadurch in die Länge, dass sich an den zuerst entstandenen Kopftheil Zellenmassen anfügen, die dem links und rechts anstossenden Keimscheibenrand (dem randständigen Theil des Urmunds) angehören, nach der Medianebene des Embryos zusammenrücken und hier in der Urmundnaht verschmelzen.

Endlich sprechen für die Richtigkeit der Urmundtheorie eigenthümliche Hemmungsmissbildungen, die bei Frosch- und Fischembryonen häufig beobachtet werden. Durch irgend eine störende Ursache ist bei diesen entweder der Verschluss des ganzen Urmundgebietes oder nur der Verschluss einer mehr oder minder grossen Strecke unterblieben, während die Urmundränder fortgefahren haben, sich in die einzelnen Organanlagen, in Rückenmark, Chorda, Ursegmente etc., zu differenziren.

So ist bei der in Figur 127 abgebildeten Missbildung eines Froschembryos der vorderste Theil des Kopfes (*k*) gebildet; hinter ihm ist aber die ganze Rückengegend durch einen weiten Schlitz geöffnet, durch

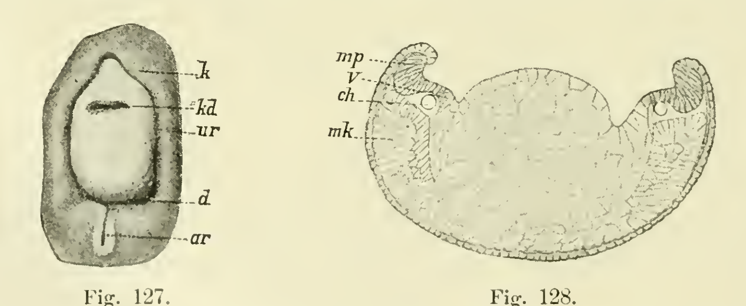


Fig. 127. Fig. 128.

Fig. 127. **Missgebildeter Froschembryo mit hochgradiger Urmundspalte vom Rücken aus gesehen.** *k* Kopf. *kd* Eingang in die Kopfdarmhöhle. *ur* Urmundrand. *ar* Afterrinne. *d* Eingang in den Enddarm.

Fig. 128. **Querschnitt durch das hintere Drittel des Rumpfes der in Fig. 127 abgebildeten Missbildung.** *mp* Medullarplatte. *v* Verbindungsstelle der Medullarplatte mit dem Dotter. *ch* Chorda. *mk* mittleres Keimblatt.

welchen der Nahrungsdotter nach aussen hervorsieht. Rings umschlossen wird der grosse, den offen gebliebenen Urmund ausfüllende Dotterpfropf vom Urmundrand (*ur*). Derselbe hat sich aber auf dem schon weit vorgerückten Embryonalstadium, wie der dazu gehörige Querschnitt (Fig. 128) lehrt, in eine halbe Medullarplatte (*mp*), in Chorda (*ch*), mittleres Keimblatt (*mk*) und Ursegmente gesondert.

Im Laufe des weiteren Wachsthums kann die Missbildung sich noch mehr der Norm wieder nähern, indem die getrennten Organhälften nach der Medianebene allmählich zusammenrücken und hier nachträglich von vorn nach hinten verschmelzen.

Aehnliche Missbildungen kommen auch bei höheren Wirbelthieren und nicht selten beim Menschen vor und sind hier unter dem Namen der Spina bifida bekannt. Sie sind von um so grösserem Interesse, als sie, wie oben gezeigt wurde, auf der gehemmten Entwicklung eines der ältesten und primitivsten Organe des Wirbelthierkörpers, des Urmunds, beruhen, nämlich auf dem Ausbleiben seines normalen Verschlusses.

Zusammenfassung.

A. Die Keimblase.

1) Aus dem Haufen der Furchungszellen (Maulbeerkugel, Morula) entwickelt sich bei allen Wirbelthieren eine Keimblase (Blastula) mit einer Furchungshöhle.

2) Es gibt bei den Wirbelthieren vier verschiedene Arten von Keimblasen, je nach dem Gehalt an Dotter und der Vertheilung desselben.

a) Beim Amphioxus ist die Furchungshöhle sehr gross, und ihre Wand besteht aus einer einzigen Lage annähernd gleich grosser cylindrischer Zellen.

b) Bei Cyclostomen und Amphibien ist die Furchungshöhle eng, die eine Hälfte der Blasenwand ist dünn und aus einer oder mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt, die andere Hälfte ist erheblich verdickt und aus grossen, vielfach über einander geschichteten Dotterzellen gebildet.

c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln (meroblastische Eier) ist die Furchungshöhle verschwindend klein und spaltförmig. Nur ihre Decke oder ihre dorsale Wand besteht aus Zellen (Keimscheibe), ihr Boden oder ihre ventrale Wand dagegen besteht aus der nicht in Zellen zerfallenen Dottermasse, die in der Nähe des Keimscheibenrandes Dotterkerne einschliesst.

d) Bei Säugethieren ist die Furchungshöhle sehr geräumig. mit eiweisshaltiger Flüssigkeit erfüllt; ihre Wand setzt sich aus einer einzigen Lage stark abgeplatteter, hexagonaler Zellen zusammen, mit Ausnahme einer kleinen, verdickten Stelle, wo grössere Zellen, mehrfach über einander geschichtet, einen nach innen vorspringenden Hügel bedingen.

B. Die Becherlarve oder Gastrula mit zwei Keimblättern.

1) Aus der Keimblase entwickelt sich durch Einstülpung eines Theiles ihrer Oberfläche eine zweiblätterige Form, die Becherlarve oder Gastrula.

2) Die beiden Lamellen des Doppelbechers sind das äussere und das innere Keimblatt (Ektoblast, Entoblast); der die beiden Blätter trennende Spaltraum ist die obliterirte Furchungshöhle; der durch die Einstülpung entstandene Hohlraum ist die Urdarmhöhle, seine Oeffnung nach aussen der Urmund. (Blastoporus, Prostoma, Sichelrinne, Primitivrinne.)

3) Den vier Arten von Keimblasen entsprechen vier Arten von Becherlarven.

a) Beim Amphioxus ist der Urdarm weit und jedes Keimblatt aus einer einfachen Lage cylindrischer Zellen aufgebaut.

b) Bei Cyclostomen und Amphibien sammelt sich an der ventralen Wand des Urdarms im inneren Keimblatt die Masse der Dotterzellen an und bedingt einen Vorsprung, durch welchen der Urdarm zu einem Spalt eingeengt wird.

c) Bei Fischen, Reptilien und Vögeln bleibt der Einstülpungsprocess auf die Keimscheibe beschränkt, da der ungetheilte Dotter sich wegen seines beträchtlichen Volumens nicht mit einstülpen lässt. Die Keimscheibe wird zweiblätterig, indem an der Sichelrinne (dem Urmund) ein Einwachsen von Zellen erfolgt. Der Dotter erhält erst sehr langsam und spät ringsum eine zellige Begrenzung, indem er vom Rand der Keimscheibe, an welchem die Nachfurchung (Dotterkerne) vor sich geht, umwachsen wird.

Am raschesten breitet sich das äussere Keimblatt um den Dotter aus; dann folgt das innere, zuletzt das mittlere nach.

d) Bei den Säugethieren entwickelt sich das innere Keimblatt von der verdickten Stelle der Keimblase aus, wahrscheinlich durch Einstülpung, da auf einem späteren Stadium eine der Primitivrinne der Vögel vergleichbare Einstülpungsöffnung oder ein Urmund nachgewiesen werden kann. Am Anfang seiner Entwicklung hört das innere Keimblatt nach unten mit einem freien Rande auf, so dass der Urdarm ventralwärts eine Zeit lang nur vom äusseren Keimblatt abgeschlossen wird, eine Eigenthümlichkeit, die sich auf die Verhältnisse bei Reptilien und Vögeln zurückführen lässt, wenn wir uns bei ihnen das Dottermaterial, ehe es vom inneren Keimblatt vollständig umwachsen ist, geschwunden denken.

4) Bei den Wirbelthieren zeigt die Becherlarve eine scharf ausgeprägte, bilaterale Symmetrie, so dass man späteres Kopf- und Schwanzende, spätere Rücken- und Bauchseite des Körpers leicht unterscheiden kann. Der Urmund (Sichel- und Primitivrinne) bezeichnet das Schwanzende. Die Bauchseite ist gekennzeichnet als der Ort, an welchen das gefurchte oder nicht gefurchte Dottermaterial zu liegen kommt.

C. Der Embryo mit vier Keimblättern und einer Leibeshöhle.

1) Bei allen Wirbelthieren bilden sich an der Decke des Urdarms zwei seitliche Ausstülpungen des inneren Keimblattes, durch welche der

Urdarm in einen mittleren Raum, den secundären Darm, und in zwei seitliche Räume, die beiden Leibessäcke, abgetheilt wird.

2) Das primäre innere Keimblatt sondert sich in Folge des Ausstülpungsprocesses in drei Theile:

erstens in die epitheliale Auskleidung des Darmrohrs (secundäres inneres Keimblatt oder Darmdrüsenblatt),

zweitens in die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle oder das mittlere Keimblatt, an welchem ein parietales und ein viscerales Blatt zu unterscheiden sind,

drittens in die Anlage der Chorda, welche ihren Ursprung nimmt aus dem Abschnitt des primären inneren Keimblattes, der zwischen den seitlichen Ausstülpungen der Leibeshöhle an der Decke des Urdarms gelegen ist.

3) Der Ausstülpungsprocess lässt bei den Wirbelthieren zwei Modificationen erkennen.

a) Beim Amphioxus sind die Ausstülpungen klein, zahlreich und segmentweise angeordnet, von Anfang an mit einer Höhlung versehen und entwickeln sich, vom Grunde des Urdarms beginnend, allmählich nach dem offen gebliebenen Theil des Urmunds zu.

b) Bei den übrigen Wirbelthieren wachsen anstatt hohler Säcke zwei solide Zellenmassen aus dem inneren Keimblatt hervor, und zwar:

α) in der Umgebung der offenen Urmundstrecke (peristomaler Mesoblast);

β) von hier nach vorn an der Decke des Urdarms in geringer Entfernung von der Medianebene zu beiden Seiten der Chordaanlage (gastraler Mesoblast).

Die paarigen Anlagen breiten sich von ihrem Ursprungsort zwischen den primären Keimblättern weiter nach vorn und ventralwärts aus.

4) Die drei aus dem primären, inneren Keimblatt abstammenden Organe (mittleres Keimblatt, Chordaanlage, Darmdrüsenblatt) trennen sich von einander durch Abschnürung.

Erstens, die Leibessäcke lösen sich von der Chordaanlage und dem Darmdrüsenblatt ab, wobei die frei werdenden Ränder des parietalen und des visceralen Mittelblattes verwachsen.

Zweitens, die Chordaanlage krümmt sich zur Chordarinne ein, und diese geht in einen soliden Stab über, der sich vom Darmdrüsenblatt vollständig isolirt.

Drittens, das Darmdrüsenblatt schliesst sich mit einer dorsalen Naht zu einem Rohr.

5) Die Entwicklung der drei Anlagen, wie überhaupt verschiedener anderer Organe, beginnt am Kopfende der Embryonalanlage und schreitet von hier nach dem Urmund zu fort, an welchem noch längere Zeit eine fortgesetzte Neubildung der Theile und eine Zunahme im Längenwachsthum des Körpers stattfindet.

6) Während der Entwicklung des mittleren Keimblattes hat der Urmund sich bei den Amphibien, Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren in eine mit der Längsachse des Embryos zusammenfallende Rinne umgewandelt (Primitivrinne der höheren Wirbelthiere).

7) Die Urmundspalte nimmt Anfangs die ganze Rückenfläche der Embryonalanlage ein; sie beginnt sich aber sehr früh schon von vorn

nach hinten in einer Längsnaht zu schliessen, während sie sich gleichzeitig noch nach hinten durch Zuwachs vergrössert. Der Abstand des offen bleibenden Urmundrestes vom Kopfende wird daher allmählich, je älter der Embryo wird, um so grösser.

8) Der Urmund (Primitivrinne) bildet sich auf späteren Stadien der Entwicklung durch Verschluss seiner Ränder ganz zurück und geht mit Ausnahme des Afters in kein Organ des Erwachsenen über. (Genaueres hierüber siehe im 2. Theil des Lehrbuchs.)

9) Vor dem Schwund wird der Urmund (Primitivrinne) von den Medullarwülsten umwachsen und in den Endabschnitt des Nervenrohrs mit aufgenommen, wodurch eine directe Verbindung zwischen Nerven- und Darmrohr hergestellt wird, der Canalis neurentericus. Durch Verschluss desselben erfolgt später die Trennung der beiden längere Zeit unter einander communicirenden Organe.

SIEBENTES CAPITEL.

Geschichte der Blättertheorie.

Die fundamentalen Thatsachen vom blattförmigen Bau des Wirbelthierkörpers, welche in den zwei letzten Capiteln behandelt worden sind, fasst man als die Lehre von den Keimblättern oder als die Blättertheorie zusammen. Da diese Theorie für das Verständniss der thierischen Formentwicklung von der weittragendsten Bedeutung ist und der Zellentheorie als ebenbürtig zur Seite gestellt werden kann, so gehe ich auf ihre Geschichte in einem besonderen Capitel ein.

Die allerfrüheste Begründung der Blättertheorie ist an die berühmtesten Namen auf dem Gebiete der Entwicklungsgeschichte geknüpft, an Caspar Friedrich Wolff, Pander, Carl Ernst von Baer.

Caspar Friedrich Wolff, der Entdecker der Metamorphose der Pflanze, welcher schon vor Goethe klar und deutlich ausgesprochen hatte, dass die verschiedenen Organe der Pflanze, wie die einzelnen Blüthentheile, sich durch verschiedenartige Umbildung blattartiger Anlagen entwickelt haben, war auch der Begründer der Metamorphose der Thiere, für welche er ein ähnliches Entwicklungsgesetz nachzuweisen versuchte.

Er zeigte in seiner grundlegenden Untersuchung über die Bildung des Darmcanals des Hühnchens, dass der Darmcanal im Ei anfänglich als ein blattförmiges Gebilde angelegt wird, dass dieses sich darauf zu einer Halbrinne einkrümmt und endlich zu einem Rohr umgestaltet.

Er vermuthete, dass in ähnlicher Weise die übrigen Organsysteme entstehen möchten, und knüpfte an die Entwicklung des Darmcanals den bedeutsamen Ausspruch: „Es scheint, als würden zu verschiedenen Zeiten und mehrere Male hinter einander nach ein- und demselben Typus verschiedene Systeme, aus welchen dann ein ganzes Thier wird, gebildet, und als wären diese darum einander ähnlich, wenn sie gleich ihrem Wesen nach verschieden sind. Das System, welches zuerst erzeugt wird, zuerst eine bestimmte, eigenthümliche Gestalt annimmt, ist das Nervensystem. Ist dieses vollendet, so bildet sich die Fleischmasse, welche eigentlich den Embryo ausmacht, nach demselben Typus; darauf erscheint ein drittes, das Gefässsystem, das gewiss . . . . den ersteren nicht so unähnlich ist, dass nicht die allen Systemen als gemeinsam zukommend beschriebene Form in ihm leicht erkannt würde. Auf dieses folgt das vierte, der Darmcanal, der wieder nach demselben Typus gebildet wird und als ein vollendetes, in sich abgeschlossenes Ganze den drei ersten ähnlich erscheint."

Wolff's in lateinischer Sprache abgefasste Schrift machte auf seine Zeitgenossen keinen Eindruck; sie musste der Vergessenheit wieder entrissen werden durch Meckel, welcher im Jahre 1812 eine deutsche Uebersetzung von ihr veröffentlichte. Auf diese Weise ist wahrscheinlich Pander auf Wolff aufmerksam geworden. Er hat die dort noch im Keim enthaltene Lehre unter der Anregung und Leitung seines berühmten Lehrers Döllinger weiter ausgebildet.

In der im Jahre 1817 veröffentlichten Schrift (Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei) unterschied Pander bereits an der Keimhaut zur zwölften Stunde der Bebrütung zwei dünne, von einander trennbare Lamellen als das seröse Blatt und als das Schleimblatt und liess später zwischen ihnen eine dritte Schicht, das Gefässblatt, sich entwickeln. „Was immer Merkwürdiges in der Folge sich zutragen mag“, bemerkt er, „so ist es nie für etwas Anderes als eine Metamorphose der mit unerschöpflicher Fülle des Bildungstriebes begabten Keimhaut und ihrer Blätter anzusehen.“ Wenige Jahre später erhielt die Blättertheorie für längere Zeit einen vorläufigen Abschluss durch Carl Ernst von Baer, der, gleichfalls ein Schüler Döllinger's, in Würzburg die Untersuchungen seines Jugendfreundes Pander hatte entstehen sehen. In mehrjährigen, angestrengten Studien verfolgte Baer mit einer bewunderungswürdigen Genauigkeit die Entstehung der Keimblätter und ihre Umbildung in die einzelnen Organe des fertigen Körpers, hauptsächlich beim Hühnchen, aber auch bei einigen anderen Wirbelthieren, und legte seine Untersuchungen nieder in dem an Beobachtungen und allgemeinen Gesichtspunkten gleich unübertrefflichen, classischen Werke: „Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere, Beobachtung und Reflexion“.

Von Pander weicht Baer darin ab, dass er von den beiden primären Keimblättern, welche er als animales und vegetatives unterscheidet, sich ein jedes später in zwei Schichten spalten lässt. Das animale Keimblatt theilt sich in Hautschicht und in Fleischschicht, das vegetative desgleichen in Schleimschicht und in Gefässschicht, so dass jetzt vier secundäre Keimblätter entstanden sind. Aus den Keimblättern entwickeln sich die einzelnen Organe durch morphologische und durch histologische Sonderung.

Ein weiterer Fortschritt über Baer hinaus konnte erst erzielt werden, als mit der Begründung der Zellentheorie ganz neue Gesichtspunkte in die Morphologie eingeführt und zugleich die Untersuchungsmethoden, mit besserer Ausbildung der Mikroskope, verfeinert wurden. Es ist ein Hauptverdienst von Remak und Kölliker, nach dieser Richtung hin die Blättertheorie gefördert zu haben.

Namentlich hat Remak in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere mit Erfolg die sehr wichtige Frage in Angriff genommen, wie sich die Anfangs gleichartigen Zellen der Keimblätter zu den Geweben der fertigen Organe verhalten, und hat gezeigt, dass aus dem untersten der vier Keimblätter nur die Epithel- und Drüsenzellen des Darms und seiner Anhangsorgane, sowie aus dem obersten Blatt die Epithelzellen der Epidermis und der Sinnesorgane und das Nervengewebe hervorgehen, während die beiden mittleren Blätter die Stützsubstanzen und das Blut, das Muskelgewebe, die Harn- und die Geschlechtsorgane liefern.

Hinsichlich der Entstehungsweise der vier secundären Keimblätter weicht Remak von Baer ab. Aus den beiden primären Blättern lässt

er zunächst ein drittes, das mittlere Keimblatt hervorgehen, und zwar leitet er dasselbe einzig und allein durch Abspaltung vom untern Keimblatt ab. Die drei Schichten bezeichnet er als das obere oder sensorielle, als das mittlere oder motorisch-germinative und als das untere oder trophische Keimblatt. Erst dadurch, dass später das Mittelblatt sich wenigstens in seinen seitlichen Abschnitten (Seitenplatten) abermals in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt spaltet, wodurch die Brust- und Leibeshöhle entsteht, kommen die vier secundären Keimblätter BAER's zu Stande.

In seinen Angaben nähert sich REMAK dem wahren Sachverhalt, wie er in den früheren Capiteln dargestellt wurde, mehr als CARL ERNST VON BAER; doch irrten beide in gleicher Weise darin, dass sie die Bildung der Keimblätter immer als einen Sonderungs- und Spaltungsprocess auffassten. Das ist auch die Klippe, an welcher die Untersuchungen der zahlreichen Forscher, welche sich in den nächsten Decennien nach REMAK mit der wichtigen Frage nach der Entstehung der Keimblätter beschäftigt haben, gescheitert sind. Für die höheren Wirbelthiere, welche meist als Untersuchungsobjecte gedient haben, war diese Frage schwierig zu entscheiden, wie denn die widersprechendsten Ansichten darüber laut wurden, ob das mittlere Blatt sich nur aus dem unteren (REMAK) oder nur aus dem oberen oder aus beiden zugleich entwickele.

Licht konnte hier nur verbreitet werden durch Aufstellung neuer, allgemeiner Gesichtspunkte. Dieselben konnten nur durch die vergleichende Methode und durch das Studium niederer Wirbelthiere und der Wirbellosen gewonnen werden.

Zwei fundamentale Processe waren dem Verständniss näher zu bringen:

1) wie entwickeln sich die beiden primären Keimblätter:
2) wie entwickeln sich die beiden mittleren Keimblätter.

Die eine Frage ist in der Gastraeatheorie, die zweite in der Coelomtheorie auf dem Wege der vergleichend-entwicklungsgeschichtlichen Methode der Beantwortung näher gebracht worden.

Um die Lösung der ersten Aufgabe, welche am frühesten gelang, haben sich namentlich HUXLEY und KOWALEVSKY, HAECKEL und RAY LANKESTER hohe Verdienste erworben. Sie zeigten theils durch anatomische, theils durch entwicklungsgeschichtliche Studien, dass, mit Ausnahme der Protozoen, der Körper aller wirbellosen Thiere aus Blättern aufgebaut ist, welche sich den primären Keimblättern der Wirbelthiere vergleichen lassen.

Der geistvolle, englische Zoologe HUXLEY unterschied schon im Jahre 1849 bei den Medusen 2 Membranen, ein Aussen- und ein Innenblatt, aus welchen allein sich ihr Körper aufbaut, und sprach hierbei den glücklichen Gedanken aus, dass sie nach ihren physiologischen Leistungen dem serösen Blatt und dem Schleimblatt BAER's gleichwerthig seien. Für die Schichten der Coelenteraten führte bald darauf (1853) ALLMANN die jetzt so viel gebrauchten Namen Ektoderm und Entoderm ein, deren man sich später auch zur Bezeichnung der embryonalen Blätter bedient hat.

In noch höherem Grade wurde die Blättertheorie durch den russischen

Zoologen Kowalevsky gefördert, der in zahlreichen, vorzüglichen Detailuntersuchungen uns mit einer Fülle wichtiger Thatsachen aus der Entwicklungsgeschichte der Würmer, Coelenteraten, Mollusken, Brachiopoden, Tunicaten, Arthropoden bekannt gemacht hat. Er führte den Nachweis, dass bei allen Wirbellosen, die er untersucht hatte, am Anfang der Entwicklung sich zwei Keimblätter bilden, dass fast überall, wenn sich der Furchungsprocess abgespielt hat, eine Keimblase entsteht und dass diese sich, indem ein Theil der Wand in das Innere eingestülpt wird, in einen Doppelbecher umwandelt, dessen von zwei Keimblättern umgrenzter Hohlraum durch eine Oeffnung nach aussen communicirt. Es gelang ihm, die sehr wichtige Becherlarve in vielen Thierstämmen nachzuweisen.

Bei dieser Gelegenheit sei auch der Verdienste einiger anderer Embryologen gedacht, welche die Becherlarve und ihre Entstehung durch Einstülpung noch früher in einzelnen Fällen beobachtet haben. Rusconi und Remak haben die Becherlarven von Amphibien, Gegenbaur von den Sagitten oder Pfeilwürmern, Max Schultze von Petromyzon beschrieben.

Während Kowalevsky durch seine Untersuchungsreihen das Thatsachenmaterial bereicherte, hat Haeckel dasselbe zuerst zu einer allgemeinen Theorie zu verwerthen gesucht, indem er auf dem Wege morphologischer Vergleichung bisher zusammenhangslose Thatsachen in Verbindung setzte. Ausgehend von der Entwicklung und der Anatomie der Spongien verglich er den blätterigen Bau der Embryonen aller Thiere und den blätterigen Bau der Coelenteraten mit einander und schuf als Frucht dieser Studien die berühmte Gastraeatheorie, welche bei ihrer Veröffentlichung von vielen Seiten angefeindet, jetzt in ihrem wesentlichen Inhalte allgemeine Annahme gefunden und den Anstoss zu zahlreichen Untersuchungen gegeben hat. Haeckel zeigte, dass in der Entwicklung der verschiedenen Thierclassen von den Spongien bis zum Menschen hinauf eine Keimform, die Gastrula, auftritt, die aus zwei Zellenblättern besteht, und dass die beiden Zellenblätter der verschiedenen Embryonalformen einander vergleichbar oder homolog sind. Die Gastrula stellt, wie er durchzuführen versuchte, im einfachsten Zustand einen Doppelbecher mit einer Urdarmhöhle und einem Urmund dar, kann aber dadurch, dass im Ei Dottermaterial abgelagert wird, wie bei den meisten Wirbelthieren, in hohem Grade abgeändert werden, so dass die ursprüngliche Grundform kaum noch zu erkennen ist. In Folge dessen unterschied er, je nach der Art der Abänderung, verschiedene Formen der Gastrula als Glocken-, Hauben-, Scheiben- und Blasengastrula. Die verschiedenen Formen lässt er durch einen Einstülpungsprocess aus einer noch einfacheren Grundform, welche das Endresultat des Furchungsprocesses ist, aus der Keimblase, entstehen[1]).

---

[1]) Es verdient hier hervorgehoben zu werden, dass bereits Oken und C. Ernst v. Baer, wenn auch in einer noch sehr unbestimmten Weise, die Bedeutung der Blasenform für die Entwicklung des thierischen Körpers hervorgehoben haben. Oken war ein Gegner der Wolff'schen Blättertheorie. In einer Kritik über die Untersuchungen Pander's ruft er mit Emphase und mit gewissem Rechte aus: „So können die Sachen nicht sein. Der Leib entsteht aus Blasen und nimmermehr aus Blättern", und er knüpft hieran die sehr zutreffende Bemerkung: „Es scheint uns, als wenn man ganz und gar vergässe, dass der Dotter und die Dotterhaut, die eine Blase ist, wesentlich zum Leibe des Keims gehören, dass der Embryo

Seine ausgezeichnete Gastraeatheorie veröffentlichte HAECKEL in zwei Aufsätzen in der Jenaischen Zeitschrift: 1) Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter, und 2) Nachträge zur Gastraeatheorie.

Gleichzeitig mit HAECKEL wurde auch in England RAY LANKESTER zu einer ähnlichen Theorie geführt, welche er in einer ideenreichen Schrift: On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals, ausgeführt hat.

Sowohl HAECKEL als LANKESTER waren den Nachweis schuldig geblieben, wie in einzelnen Abtheilungen der Wirbelthiere, bei Fischen, Reptilien, Vögeln und Säugethieren die Entwicklung der Gastrula vor sich geht. Um die Feststellung und Klärung zahlreicher, in der Gastraeatheorie unerledigt gebliebener Detailfragen haben sich BALFOUR, VAN BENEDEN, GERLACH, GÖTTE, HOFFMANN, KOLLER, RAUBER, RÜCKERT, SELENKA, DUVAL, RABL u. Andere wesentliche Verdienste erworben.

So kam durch die HAECKEL'sche Gastraeatheorie allmählich Klarheit in folgende Punkte: 1) Die beiden primären Keimblätter, welche die Grundlage für die Entwicklung der Wirbellosen und der Wirbelthiere bilden, entstehen nicht durch Sonderung oder Spaltung, sondern durch Einfaltung einer ursprünglich einfachen Zellenschicht[1]). 2) Die Keimblätter sind einander vergleichbar oder homolog, weil sie sich nach demselben Princip entwickeln und die beiden Fundamentalorgane des thierischen Körpers aus sich hervorgehen lassen, nämlich die Schicht, welche den Körper nach aussen begrenzt (das Ektoderm), und die Schicht, welche die Verdauungshöhle auskleidet (das Entoderm). 3) Der Darmcanal aller Thiere entsteht durch Einstülpung.

In der Frage nach der Entwicklung der mittleren Keimblätter blieb HAECKEL auf dem überlieferten Standpunkte stehen, und zwar neigte er sich am meisten der Ansicht C. E. v. BAER's zu, dass das Hautfaserblatt sich vom primären äusseren und das Darmfaserblatt vom inneren Keimblatt abspalte. Dagegen huldigten die meisten Embryologen, welche sich mit der Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere beschäftigten, der Ansicht REMAK's und liessen das ganze mittlere Keimblatt sich vom unteren abspalten.

Die Leibeshöhle betrachteten sie als einen Spaltraum im mittleren Keimblatt und stellten sie anderen lymphatischen Hohlräumen, wie sie an verschiedenen Stellen des Körpers im Bindegewebe auftreten, an die Seite.

Die Berichtigung dieser Anschauungen ist in ähnlicher Weise wie bei den primären Keimblättern von verschiedenen Seiten aus in Angriff genommen worden. Durch genaueres Studium der Keimblätterbildung bei dem Hühnchen und bei den Säugethieren fand KÖLLIKER, dass das mittlere Keimblatt sich vom unteren nicht einfach abspalte, sondern von

---

nicht darauf schwimmt, wie der Fisch im Wasser, oder darauf liegt, wie ein Trichter auf dem Fass."

In ähnlicher Weise bemerkt BAER, ohne aber das Verhältniss zu den Keimblättern näher auseinanderzusetzen: „Da der Keim das unausgebildete Thier selbst ist, so kann man nicht ohne Grund behaupten, dass die einfache Blasenform die gemeinschaftliche Grundform ist, aus der sich alle Thiere nicht nur der Idee nach, sondern historisch entwickeln."

[1]) Für einzelne wirbellose Thiere wird noch von mehreren Autoren angegeben, dass sich das innere Keimblatt nicht durch Einfaltung, sondern durch Abspaltung oder Delamination vom äusseren Keimblatt entwickele.

einem beschränkten Bezirk der Keimhaut aus entstehe, nämlich von der Primitivrinne aus, wo die beiden Grenzblätter in einander übergehen. Von hier aus lässt er es zwischen die beiden primären Keimblätter als eine solide Zellenmasse hineinwachsen und später durch Spaltung in 2 Blätter in ihm die Leibeshöhle sichtbar werden. Hiermit war in der Darstellung des thatsächlichen Sachverhalts ein nicht unwesentlicher Fortschritt geschehen.

Ein tieferes Verständniss dieser embryonalen Vorgänge bei den Wirbelthieren wurde aber auch hier erst durch das Studium wirbelloser Thiere angebahnt, besonders durch die wichtigen Entdeckungen von Metschnikoff und Kowalevsky über die Bildung der Leibeshöhle bei Echinodermen, Balanoglossus, Chaetognathen, Brachiopoden und Amphioxus. Ersterer fand, dass bei Echinodermenlarven und bei Tornaria, der Larve vom Balanoglossus, die Wandungen der Leibeshöhle von Ausstülpungen des Darmcanals gebildet werden. Noch mehr Aufsehen aber erregte es, als Kowalevsky 1871 seine Entwicklungsgeschichte der Sagitta veröffentlichte und zeigte, wie der Urdarm der Gastrula durch 2 Falten in 3 Räume, in die secundäre Darmhöhle und in die Leibeshöhlen abgetheilt wird, was später durch Untersuchungen von Bütschli und mir volle Bestätigung fand. Der Sagittenentwicklung liess darauf Kowalevsky nach kurzer Pause seine Brachiopodenarbeit folgen, in welcher er wieder die Wissenschaft mit dem neuen wichtigen Factum bereicherte, dass auch in dieser Classe sich die Leibeshöhle in derselben Art wie bei den Chaetognathen anlegt. Ihr folgte später die grundlegende Arbeit über den Amphioxus.

Durch die wichtigen, an Wirbellosen gemachten Befunde wurden Huxley, Lankester, Balfour, mein Bruder und ich zu theoretischen Betrachtungen über den Ursprung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter im Thierreich angeregt.

Huxley unterschied 3 nach ihrer Entstehung verschiedene Arten der Leibeshöhle: 1) ein Enterocoel, welches wie bei den Pfeilwürmern etc. von Ausstülpungen des Urdarms abstammt, 2) ein Schizocoel, welches sich durch Spaltbildung in einer zwischen Haut und Darm gelegenen, mesodermalen Stützsubstanz entwickelt, 3) ein Epicoel, das durch Einstülpung der Körperoberfläche wie der Perithoracalraum der Tunicaten angelegt wird. Letzterer Art, meint Huxley, entspräche vielleicht auch die Pleuroperitonealhöhle der Wirbelthiere.

An Huxley's Schrift knüpft Lankester an. Bis nicht entscheidende Beweise für eine verschiedenartige Genese der Leibeshöhle beigebracht seien, will er der Hypothese eines bei allen Thieren einheitlichen Ursprungs den Vorzug geben, und zwar lässt er das Schizocoel aus dem Enterocoel hervorgehen in der Weise, dass Ausstülpungen des Urdarms ihr Lumen verloren haben und daher als solide Zellenmassen angelegt werden, welche erst nachträglich wieder eine Höhlung gewinnen. Während Lankester in dieser, sowie in einer zweiten Schrift im Bestreben, Alles nach einer Weise zu schematisiren, über bestehende Verschiedenheiten hinwegsieht, trägt Balfour in verschiedenen Abhandlungen den thatsächlichen Befunden bei seinen Speculationen mehr Rechnung, wie er sich denn auch hauptsächlich auf die Erklärung der Verhältnisse der Wirbelthiere beschränkt. Bei Untersuchung der Entwicklung der Selachier macht er die wichtige Entdeckung, dass das mittlere Keimblatt von den seitlichen Rändern des Urmundes aus entsteht und Anfangs 2 getrennte Zellenmassen bildet, welche nach vorn und seitlich zwischen

die 2 primären Keimblätter hineinwachsen. Da alsbald in jeder Zellenmasse eine gesonderte Höhle auftritt, bezeichnet er die Leibeshöhle als eine von Anfang an paarige Bildung und vergleicht sie den Leibessäcken, welche sich bei Wirbellosen durch Ausstülpung vom Urdarm entwickeln. Gegen seine Deutung, führt Balfour mit Recht an, könne die anfänglich solide Beschaffenheit der beiden Anlagen nicht ins Gewicht fallen, da in zahlreichen Fällen Organe, welche eigentlich Höhlungen enthalten müssten, solid entwickelt und erst nachträglich hohl werden, wie man denn bei manchen Echinodermen an Stelle hohler Ausstülpungen des Urdarms solide Zellenmassen antreffe.

Durch ähnliche theoretische Gesichtspunkte, wie die englischen Morphologen geleitet, versuchten darauf mein Bruder und ich, die auf der Tagesordnung stehende Frage nach der Entwicklung der Leibeshöhle und der mittleren Keimblätter durch planmässige, in den Studien zur Blättertheorie veröffentlichte Untersuchungen, welche sich auf Wirbellose und Wirbelthiere erstreckten, durch eingehende Vergleichung entwicklungsgeschichtlicher und anatomischer Verhältnisse und mit Berücksichtigung des morphologischen und histologischen Aufbaues der Organismen zu einer Lösung zu führen. Die Resultate dieser Untersuchungsreihen wurden in 2 Schriften veröffentlicht: 1) in der „Coelomtheorie, Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes“, und 2) in der „Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere“.

In der ersten Schrift sahen wir uns genöthigt, zur Klärung der Verhältnisse dem Begriff Keimblatt eine schärfere Fassung zu geben. Wir bezeichneten als solches eine Lage embryonaler Zellen, die wie ein Epithel angeordnet sind und zur Oberflächenbegrenzung des Körpers dienen. Nach Ablauf des Furchungsprocesses ist nur ein Keimblatt vorhanden, nämlich das Epithel der Keimblase. Aus ihm entstehen die übrigen Keimblätter durch den Process der Ein- und Ausstülpung. Das innere Keimblatt bildet sich durch die Gastrulation, die beiden mittleren Keimblätter durch die Leibeshöhlenbildung, indem sich aus dem Urdarm 2 Leibessäcke ausstülpen und zwischen die beiden primären Keimblätter trennend hineinwachsen. Es gibt erstens Thiere, die sich nur aus 2 Keimblättern entwickeln und nur eine durch Einstülpung entstandene Höhle, einen Urdarm, in ihrem Körper besitzen (Coelenteraten und Pseudocoelier), und zweitens Thiere mit 4 Keimblättern, einem secundären Darm und einer aus dem Urdarm entstandenen Leibeshöhle oder einem Enterocoel. Zu den zweiblätterigen Thieren gehören die Coelenteraten und Pseudocoelier, alle vierblätterigen Thiere aber sind Enterocoelier.

Von diesem Standpunkt aus suchten wir dann zu beweisen, dass man seither unter dem Begriff „mittleres Keimblatt“ zwei Dinge, die genetisch, morphologisch und histologisch ganz verschiedenartig sind, zusammengeworfen hat.

Ausser den durch Einstülpung entstandenen Zellenlagen hat man zum mittleren Keimblatt auch Zellen gerechnet, die sich von den primären Keimblättern einzeln absondern und die Stützsubstanz und, wo solches vorhanden ist, auch das Blut zwischen den Epithellagen des Körpers erzeugen. Derartige embryonale Zellen, die durch Auswanderung in dem von den Keimblättern begrenzten Zwischenraum gebildet werden, nannten wir Mesenchymkeime und das von ihnen gelieferte Gewebe

das Mesenchym. Es findet sich sowohl bei zwei- als auch bei vierblätterigen Thieren. Von der Keimblattbildung, welche mit der morphologischen Differenzirung des Körpers in Zusammenhang steht, muss die Mesenchymbildung, welche uns in einem der nächsten Capitel noch besonders beschäftigen wird, nach unserer Meinung scharf unterschieden werden, wenn in die ganze Blättertheorie Klarheit und ein einheitliches Princip gebracht werden soll.

In der zweiten Schrift galt es, zu zeigen, dass bei den Wirbelthieren sich ein mittleres Keimblatt durch Einfaltung entwickelt. Zu dem Zwecke wurde die Entwicklung der Amphibien, Fische, Reptilien, Vögel und Säugethiere mit der Entwicklung des Amphioxus verglichen und so die Grundlage gewonnen, auf welcher die Entwicklung des mittleren Keimblattes in dem vorausgegangenen Capitel dargestellt worden ist.

Nach Veröffentlichung der beiden Schriften sind mehrere Abhandlungen von van Beneden, Duval, Heape, Hoffmann, Kölliker, Kollmann, Rabl, Rückert, Strahl, Waldeyer, Bonnet, Hubrecht, Keibel und Anderen erschienen, durch welche werthvolle Thatsachen über die Entwicklung des mittleren Keimblattes in den einzelnen Classen der Wirbelthiere zu Tage gefördert wurden. In einigen von ihnen wurden die Hauptgesichtspunkte der Coelomtheorie im Allgemeinen als richtige anerkannt, Einzelnes zu modificiren versucht, namentlich aber die Frage nach der Bildung des Mesenchyms der Wirbelthiere lebhaft erörtert.

Das mechanische Princip der Entwicklungsprocesse, vermöge dessen die Keimblätter und aus diesen die einzelnen Organe gebildet werden, ist in seiner vollen Bedeutung erst spät erfasst worden.

Unter den Begründern der Blättertheorie hat Pander dieser Frage das meiste Verständniss entgegengebracht. „Die Keimhaut," heisst es bei ihm an einer Stelle, „bildet allein durch den einfachen Mechanismus des Faltens den Leib und die Eingeweide des Thieres. Ein zarter Faden setzt sich als Rückenmark an ihr an, und kaum ist dieses geschehen, so schlägt sie die ersten Falten, welche selbst dem Rückenmark den Sitz anweisen mussten, als Hülle über das kostbare Fädchen, auf diese Weise die erste Grundlage des Leibes bildend. Hierauf geht sie in neue Falten über, welche, im Gegensatz zu den ersten, die Bauch- und Brusthöhle mit Inhalt gestalten. Und zum dritten Male sendet sie Falten aus, um den aus ihr und durch sie gebildeten Foetus in passende Hüllen einzuwickeln. Daher es denn Niemand befremden mag, wenn im Verlaufe unserer Erzählung so viel von Falten und Umschlagen die Rede ist." Und um Missverständnisse zu vermeiden, fügt er an anderer Stelle die wichtige Aeusserung hinzu, dass, „wo von den Faltungen der Häute die Rede sei, man sich nicht leblose Membranen vorstellen dürfe, deren mechanisch gebildete Falten nothwendig sich über die ganze Fläche verbreiten würden, ohne sich auf einen bestimmten Raum beschränken zu lassen. Die die Metamorphose der Häute bedingenden Falten sind vielmehr selbst organischen Ursprungs und bilden sich an dem gehörigen Orte, sei es nun durch Vergrösserung der dort schon vorhandenen oder durch ein Hinzutreten neuer Kügelchen, ohne dass dadurch der übrige Theil der Keimhäute verändert würde".

Viel weniger klar, meist gar nicht, haben sich Pander's Nachfolger über den Faltenmechanismus ausgesprochen. Die ganze Lehre wird von Rudolph Wagner sogar als entschieden irrig verurtheilt. „Niemandem wird es einfallen," heisst es in seinem Lehrbuche der Physiologie, „sich die 3 Blätter der Keimhaut wie die Blätter eines Buches zu denken. Niemand wird der mechanischen Vorstellung huldigen, als entstünde der Embryo durch eine Faltenbildung dieser 3 Blätter."

Nach Pander hat sich zuerst wieder Lotze mit der „Mechanik der Gestaltbildung" eingehender beschäftigt, worauf Rauber in einer verdienstvollen Geschichte unseres Gegenstandes hingewiesen hat. Er bezeichnet das „ungleichförmige Wachsthum" oder die „ungleichförmige Vegetation" als die Ursache der Lageveränderungen, die theils als Verschiebungen, Ausbuchtungen, Einstülpungen oder Dehnungen nur erscheinen, theils wirklich auf diesem Wege durch mechanischen Zug und Druck hervorgebracht werden.

In jüngster Zeit hat His das Studium der Entwicklungsgeschichte von mechanisch-physiologischen Gesichtspunkten aus intensiver als alle seine Vorgänger betrieben und auch die Bedeutung des Faltungsprocesses für die Körperbildung wieder nachdrücklich betont. Die beiden hier in Betracht kommenden Hauptschriften von His sind: „Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes", 1868, und „Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung", 1874. Indem ich betreffs des Einzelnen auf die Schriften verweise, bemerke ich, dass trotz vielfacher Uebereinstimmungen ich doch in wichtigen Punkten der Betrachtungsweise von His nicht beistimmen kann. Wenn His z. B. (pag. 52) die Mechanik der Gestaltung auf das einfache Problem von den Formveränderungen einer ungleich sich dehnenden, elastischen Platte zurückführen will, so übersieht er meiner Meinung nach, dass eine aus Zellen aufgebaute Platte, auch wenn sie elastische Eigenschaften besitzt, doch ein viel complicirteres Gebilde ist und dass die Faltungs- und Ausstülpungsprocesse in erster Linie von den Wachsthumsenergieen besonderer Zellgruppen hervorgerufen werden, sich also mit Krümmungen und Dehnungen elastischer Platten nicht vergleichen lassen. Wie schon Pander betont hat, darf man bei den Faltungsprocessen nicht an leblose Membranen denken, vielmehr sind „die Falten selbst organischen Ursprungs, hervorgerufen am gehörigen Orte durch eine daselbst stattfindende Zellenvermehrung". Daher hat sich Haeckel gegen die von His angebahnte Behandlungsweise der Entwicklungsgeschichte in seiner Streitschrift: „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte" gewandt.

Dass die morphologische Differenzirung des thierischen Körpers in erster Linie auf einem Faltungsprocess epithelialer Lamellen beruht, haben mein Bruder und ich in einer noch mehr erschöpfenden Weise als unsere Vorgänger an der Hand eines reichen Beobachtungsmaterials durchzuführen versucht. In unseren Studien zur Blättertheorie haben wir erstens auf die Coelenteraten die Aufmerksamkeit gelenkt, als diejenigen thierischen Organismen, bei denen sich das Princip der Faltenbildung auf das Klarste in der ganzen Organisation bis in das Einzelne durchgeführt zeigt, und zweitens haben wir für die Wirbelthiere festzustellen versucht, dass Organe, wie die Leibeshöhle, Chorda, Ursegmente, die man durch Sonderung und Spaltung von Zellschichten entstehen liess, gleichfalls wieder durch den typischen Process der Faltenbildung und Abschnürung in das Dasein treten.

Endlich haben wir auch für das ungleiche Wachsthum einer Zellenmembran eine physiologische Ursache nachzuweisen versucht und bei den Coelenteraten eine solche im ungleichen Functioniren ihrer verschiedenen Abschnitte aufgefunden. Theile einer Membran werden stärker wachsen und sich einfalten müssen, wenn sie vermöge ihrer Lage stärker als benachbarte Strecken functionell in Anspruch genommen werden.

Am Schluss dieser historischen Skizze sei noch darauf hingewiesen, dass C. E. v. Baer in der allgemeinen Besprechung der entwicklungsgeschichtlichen Processe zwischen den Vorgängen der morphologischen Sonderung, welche sich am Beginn der Entwicklung abspielen, und den später eintretenden Vorgängen der histologischen Sonderung zuerst in klarer Weise unterschieden hat.

Literatur zur Entwicklung und Geschichte der Keimblätter.

Balfour. *A comparison of the early stages in the development of Vertebrates. Quarterly Journal of Microscopical Science. Volume XV. New Series 1875.*

Derselbe. On the early development of the Lacertilia together with some observations on the nature and relations of the primitive streak. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XIX. New Series 1879.

Derselbe. On the structure and homologies of the germinal layers of the embryo. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XX. New Series 1880.

Balfour u. Deigthon. *A renewed study of the germinal layers of the Chick. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XXII. New. Series 1882.*

Ed. van Beneden. *Recherches sur l'embryologie des Mammifères. La formation des feuillets chez le lapin. Archives de biologie. T. I. 1880.*

Derselbe. Untersuchungen über die Blätterbildung, den Chordacanal und die Gastrulation bei den Säugethieren. Anat. Anzeiger 1888, pag. 709.

Derselbe. Erste Entwicklungsstadien von Säugethieren. Tageblatt der 59. Versammlung deutscher Naturforscher und Aerzte zu Berlin. 1886.

B. Bonnet. *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Archiv. f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1884 u. 1889.*

Derselbe. Ueber die Entwicklung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifens bei den Embryonen der Säugethiere. Anat. Anzeiger, Jahrg. III. 1888.

Born. *Erste Entwicklungsvorgänge (Furchung, Gastrulation und die sich daran anschliessenden Processe) in Merkel u. Bonnet. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte. 1892.*

Braun. *Die Entwicklung des Wellenpapageies. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut Würzburg. Bd. V. 1882.*

Derselbe. Entwicklungsvorgänge am Schwanzende bei einigen Säugethieren mit Berücksichtigung der Verhältnisse beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1882. Anat. Abtheilung.

Brook. *The formation of the germinal layers in Teleostei. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXXIII.*

Bütschli. *Bemerkungen zur Gastraeatheorie. Morphol. Jahrbuch. Bd. IX.*

M. von Davidoff. *Die Urmundtheorie. Anat. Anz. 1893. S. 397.*

Disse. *Die Entwicklung des mittleren Keimblattes im Hühnerei. Arch. f. mikrosk. Anat. Vol. XV. 1878.*

M. Duval. *Études sur la ligne primitive de l'embryon du poulet. Annales des sciences naturelles. T. VII. 1880.*

Derselbe. De la formation du blastoderme dans l'œuf d'oiseau. Annales des sciences nat. Zoologie. T. XVIII. 1884.

v. Erlanger. *Ueber den Blastoporus der Anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrbücher. Bd. IV. 1890.*

A. Fleischmann. *Zur Entwicklungsgeschichte der Raubthiere. Biologisches Centralblatt. Bd. VII. 1887.*

Derselbe. Mittelblatt und Amnion der Katze. Habilitationsschrift.

Gasser. *Der Primitivstreifen bei Vogelembryonen. Schriften der Gesellsch. z. Beförderung der gesammten Naturw. in Marburg. Bd. XI. 1878.*

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der Vogelkeimscheibe. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.

Leo Gerlach. *Ueber die entodermale Entstehungsweise der Chorda dorsalis. Biol. Centralbl. I. Jahrg. 1881.*

Goette. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Schultze's Archiv Bd. X. 1874.*

Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. I. 1890.

B. Hatschek. *Studien über die Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten a. d. zool. Inst. zu Wien und Triest. Bd. IV. 1881.*

Derselbe. Ueber den gegenwärtigen Stand der Keimblättertheorie. Verhandl. d. deutsch. Zool. Gesellsch. 1893.

W. Heape. *The development of the mole (Talpa europaea). Quarterly Journal of Microscopical Science. 1883.*

Oscar Hertwig. *Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere. Jena 1883.*

Derselbe. Urmund und Spina bifida. Eine vergleichend-morphologische, teratologische Studie an missgebildeten Froscheiern. Arch. f. mikroskop. Anatomie. Bd. 39. 1892.

His. *Ueber die Bildung von Haifischembryonen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. II. 1877.*

Derselbe. Neue Untersuchungen über die Bildung des Hühnerembryo. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgeschichte. 1877.

Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung des Knochenfischembryo. Arch. f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1878.

Derselbe. Zur Frage der Längsverwachsung von Wirbelthierembryonen. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. 1891.

C. K. Hoffmann. *Sur l'origine du feuillet blastodermique moyen chez les poissons cartilagineux. Archives Néerlandaises. T. XVIII.*

Derselbe. Ueber die Entwicklungsgeschichte der Chorda dorsalis. Festschrift für Henle. 1882.

Derselbe. Die Bildung des Mesoderms, die Anlage der Chorda dorsalis und die Entwicklung des Canalis neurentericus bei Vogelembryonen. Verhandl. d. Kgl. Akad. d. Wissenschaften. Amsterdam 1883.

Derselbe. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 40. Band. 1844.

Derselbe. Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. Morphol. Jahrbuch. Bd. XI.

Houssay. *Études d'embryologie sur les Vertébrés. Archives de zoologie expérimentale. 1890.*

W. Hubrecht. *Studies in Mammalian embryology. I. The placentation of Erinaceus europaeus, II. The development of the germinal layers of Sorex vulgaris. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XXX u. XXXI.*

Alice Johnson. *On the fate of the blastopore and the presence of a primitive streak in the newt. Quarterly Journ. of Micr. Science. 1884.*

Kastschenko. *Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos. Anat. Anz. 1888.*

Fr. Keibel. *Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Archiv für Anat. und Physiologie. 1889.*

Derselbe. Die Entwicklung des Mesoblast beim Schaf. Verhandl. d. anatom. Gesellsch. 1894. p. 157.

Derselbe. Studien zur Entwicklungsgeschichte des Schweins. Morpholog. Arbeiten von Schwalbe. Bd. 3.

Kölliker. *Die Entwicklung der Keimblätter des Kaninchens. Festschrift zur Feier des 300 jährigen Bestehens der Julius-Maximilians-Universität zu Würzburg. Leipzig 1882.*

Derselbe. Ueber die Chordahöhle und die Bildung der Chorda beim Kaninchen. Sitzungsberichte der Würzb. phys.-med. Gesellschaft. 1883.

Derselbe. Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschrift f. wissensch. Zool. XL. Bd. 1884.

C. Koller. *Beiträge zur Kenntniss des Hühnerkeims im Beginne der Bebrütung. Sitzungsberichte der K. Akad. d. Wissensch. Wien 1879. III. Abth.*

Derselbe. Untersuchungen über die Blätterbildung im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XX. 1881.

Kupffer u. **Benecke.** *Die ersten Entwicklungsvorgänge am Ei der Reptilien. Königsberg. 1878.*

Kupffer. *Die Gastrulation an den meroblastischen Eiern der Wirbelthiere und die Bedeutung des Primitivstreifs. Archiv f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abtheil. 1882 und 1884.*

Derselbe. Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphologie u. Physiologie zu München. 1887.

Kupffer. *Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv für mikroskop. Anatomie. Band 35.*

Lereboullet. *Recherches sur les monstruosités du brochet. Annales des sc. natur. 1863. IV. Sér. XX.*

Lieberkühn. *Ueber die Keimblätter der Säugethiere. Zur 50jährigen Doctor-Jubelfeier des Herrn Hermann Nasse. 1879.*

Derselbe. Ueber die Chorda bei Säugethieren. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882 u. 1884.

B. Lwoff. *Die Bildung der primären Keimblätter und die Entstehung der Chorda und des Mesoderms bei den Wirbelthieren. Soc. impér. Natural. Moscou.*

Mehnert. *Gastrulation und Keimblätterbildung der Emys lutaria taurica. Morphol. Arb. herausgegeben von G. Schwalbe. I. Band 3. Heft. Jena 1891.*

Minot Sedgwick. *The concrescence theory of the vertebrate embryo. American Naturalist. 1889.*

Mitsukuri *u.* **Ishikawa.** *On the formation of the germinal layers of Chelonia. Quarterly Journal of Microscopical Science. London 1886. Vol. XXVII.*

Mitsukuri. *On the paired origin of the mesoblast in Vertebrata. Anat. Anz. Jahrg. VI. 1891. No. 7.*

Derselbe. On mesoblast formation in Gecko. Anat. Anz. 1893. S. 431.

Derselbe. On the process of Gastrulation in Chelonia J. Coll. Sc. Imp. Univ. Japan. V. p. 227.

Oellacher. *Untersuchungen über die Furchung und Blätterbildung im Hühnerei. Stricker's Studien I. 1870.*

Derselbe. Terata mesodidyma von Salmo Salvelinus. Sitzungsber. d. Wiener Akad. der Wissensch. 1873.

Albert Oppel. *Vergleichung des Entwicklungsgrades der Organe zu verschiedenen Entwicklungszeiten bei Wirbelthieren. 1891.*

Pander. *Beiträge zur Entwicklung des Hühnchens im Ei. Würzburg 1817.*

Perényi. *Die Entstehung des Mesoderms. Mathematische u. naturwissenschaftl. Berichte aus Ungarn. Band III. 1891.*

Rabl. *Theorie des Mesoderms. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XV.*

Rauber. *Die erste Entwicklung des Kaninchens. Sitzungsber. d. Naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig. 1875.*

Derselbe. Primitivrinne und Urmund. Beitrag zur Entwicklungsgesch. des Hühnchens. Morphol. Jahrbuch. Bd. II. 1876.

Derselbe. Ueber die Stellung des Hühnchens im Entwicklungsplan. Leipzig 1876.

Derselbe. Primitivstreifen u. Neurula der Wirbelthiere. Leipzig 1877.

Derselbe. Die Lage der Keimpforte. Zoologischer Anzeiger 1879, pag. 499—503.

Derselbe. Thier und Pflanze. Zoologischer Anzeiger 1881.

Derselbe. Noch ein Blastoporus. Zoologischer Anzeiger 1883. Nr. 134 u. 135.

Derselbe. Die Theorien der excessiven Monstra. Virchow's Archiv. Band 71. 1877. Band 73 u. 74. 1878.

Derselbe. Giebt es Stockbildungen bei den Vertebraten? Morpholog. Jahrbuch. Bd. 5. 1879.

Derselbe. Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Morph. Jahrbuch. Bd. 5 u. 6. 1879, 1880.

Romiti. *De l'extrémité antérieure de la corde dorsale et de son rapport avec la poche hypophysaire ou de Rathke chez l'embryon du poulet. Archives italiennes de biologie. T. VII.*

Roux. *Beiträge zur Entwicklungsmechanik des Embryo. Zeitschrift für Biologie. Bd. 21. 1885.*

Derselbe. Ueber die Lagerung des Materials des Medullarrohrs im gefurchten Froschei. Verhandl. der Anat. Gesellsch. 1888.

Derselbe. Ueber die künstliche Hervorbringung halber Embryonen durch die Zerstörung einer der beiden ersten Furchungskugeln. Virchow's Archiv. Band 114. 1888.

J. Rückert. *Zur Keimblattbildung bei Selachiern. München 1885.*

Derselbe. Ueber die Anlage des mittleren Keimblattes und die erste Blutbildung bei Torpedo. Anat. Anz. 1887. II. Jahrg. Nr. 4 u. Nr. 6.

Derselbe. Weitere Beiträge zur Keimblattbildung bei Selachiern. Anat. Anzeiger 1889. IV. Jahrg. Nr. 12.

P. *u.* **Fr. Sarasin.** *Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle, Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden 1887 u. 1889.*

Schauinsland. *Erneute Untersuchungen über die ersten Entwicklungsvorgänge am Vogelei. Verhandlungen der Gesellschaft deutscher Naturforscher und Aerzte zu Bremen. Leipzig 1891.*

O. Schultze. *Zur ersten Entwicklung des braunen Grasfrosches. Gratulationsschrift für Geh. Rath von Kölliker. Leipzig 1887.*

O. Schultze. *Die Entwicklung der Keimblätter und der Chorda dorsalis von Rana fusca. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. 1888. Bd. 47.*

Derselbe. *Ueber die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies. Verh. d. Physikal. med. Gesellsch. zu Würzburg. Bd. XXIII. 1890.*

F. Schwink. *Ueber die Entwicklung des mittleren Keimblattes und der Chorda dorsalis der Amphibien. München 1889.*

W. B. Scott u. **H. F. Osborn.** *On some points in the early development of the common newt. Studies from the morpholog. laboratory in the University of Cambridge. 1880. Auch erschienen in Quarterly Journal of Microscop. Science. Vol. XIX. 1879.*

Emil Selenka. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Wiesbaden.*

Derselbe. *Keimblätter und Primitivorgane der Maus. Wiesbaden 1883.*

Derselbe. *Die Blätterumkehrung im Ei der Nagethiere. Wiesbaden 1884.*

Solger. *Studien zur Entwicklungsgeschichte des Coeloms und des Coelomepithels der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. X.*

Graf F. Spee. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der früheren Stadien des Meerschweinchens bis zur Vollendung der Keimblase. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.*

Derselbe. *Ueber die Entwicklungsvorgänge vom Knoten aus in Säugethierkeimscheiben. Anat. Anz. 1888.*

Derselbe. *Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne u. Canalis neurentericus. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889.*

W. Spencer. *On the fate of the blastopore in Rana temporaria. Zool. Anz. 1885.*

Derselbe. *Some notes on the early development of the Rana temporaria. Quart. Journal. of Micr. Science. 1885. Supplement.*

H. Strahl. *Ueber die Entwicklung des Canalis myeloentericus und der Allantois der Eidechse. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1881.*

Derselbe. *Beiträge zur Entwicklung von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Physiolog. Anat. Abth. 1882.*

Derselbe. *Beiträge zur Entwicklung der Reptilien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.*

Derselbe. *Ueber Canalis neurentericus u. Allantois bei Lacerta viridis. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.*

Derselbe. *Ueber Entwicklungsvorgänge am Vorderende des Embryo von Lacerta agilis. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1884.*

Derselbe. *Ueber Wachsthumsvorgänge an Embryonen von Lacerta agilis. Abhandlungen der Senckenbergischen naturforsch. Gesellsch. Frankfurt a. M. 1884.*

A. Swaen. *Étude sur le développement des feuillets et des premiers ilots sanguins dans le blastoderme de la Torpille. Extraits des Bull. de l'Acad. roy. de Belg. 3 sér. T. IX. 1885.*

Derselbe. *Études sur le développement de la Torpille. Archives de biologie. 1886. T. VII.*

Waldeyer. *Bemerkungen über die Keimblätter und den Primitivstreifen bei der Entwicklung des Hühnerembryo. Zeitschrift f. rationelle Medicin. 1869.*

Derselbe. *Die neueren Forschungen im Gebiet der Keimblattlehre. Berliner klinische Wochenschrift. Nr. 17, 18. 1885.*

Wenkebach. *Der Gastrulationsprocess bei Lacerta agilis. Anat. Anz. Jahrg. VI. 1891. Nr. 2 u. 3.*

Will. *Bericht über Studien zur Entwicklungsgeschichte von Platydactylus mauritianus. Sitzungsber. der Berl. Akademie. 12. Dez. 1889.*

Derselbe. *Zur Entwicklungsgeschichte des Geckos. Biolog. Centralblatt. Bd. X. Nr. 19 und 20.*

Derselbe. *Zur Frage nach der Entstehung des gastralen Mesoderms bei Reptilien. Anat. Anz. 1893. S. 677.*

Derselbe. *Ueber die Gastrulation von Cistudo und Chelonia. Anatom. Anzeiger 1893. S. 653.*

Derselbe. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. 1. Anlage der Keimblätter beim Gecko. Zool. Jahrb. 1893. II. bei der Sumpfschildkröte Bd. 6.*

Derselbe. *Die neuesten Arbeiten über die Keimblattbildung der Amnioten. Zoologisches Centralblatt. I. Jahrg. p. 129 u. 297.*

Henry V. Wilson. *The embryology of the Sea Bass (Serranus atrarius). From the Bulletin of the United States Fish Commission for 1889. Washington 1891.*

H. E. Ziegler u. **Fr. Ziegler.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo. Arch. f. mikroskop. Anat. Bd. XXXIX.*

Haeckel. *Die Gastraeatheorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter. Jenaische Zeitschrift. Bd. VIII.*

Derselbe. *Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere. Jenaische Zeitschr. Bd. IX.*

Haeckel. *Nachträge zur Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschrift Bd. XI.*
Derselbe. *Ursprung und Entwicklung der thierischen Gewebe. Ein histogenetischer Beitrag zur Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XVIII. N. F. Bd. XI. 1884.*
Oscar Hertwig *u.* **Richard Hertwig.** *Studien zur Blättertheorie. Heft I—V. 1879—1883.*
Oscar Hertwig. *Die Chaetognathen. Ihre Anatomie, Systematik und Entwicklungsgeschichte. Eine Monographie. Jena 1880.*
Oscar Hertwig *u.* **Richard Hertwig.** *Die Coelomtheorie. Versuch einer Erklärung des mittleren Keimblattes. Jena 1881.*
Huxley. *On the classification of the animal kingdom. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XV. 1875.*
Derselbe. *The anatomy of invertebrated animals. 1877. Deutsche Ausgabe von Spengel. Grundzüge der Anatomie der Wirbelthiere. 1878.*
E. Ray Lankester. *On the primitive cell-layers of the embryo as the basis of genealogical classification of animals and on the origin of vascular and lymph systems. Annals and Mag. N. Hist. Vol. XI. 1873.*
Derselbe. *Notes on the embryology and classification of the animal kingdom: comprising a revision of speculations relative to the origin and significance of the germ.-layers. Quarterly Journal of Microscop. Science. Vol. XVII. 1877.*
R. Leuckart. *Ueber die Morphologie und Verwandtschaftsverhältnisse der wirbellosen Thiere. Braunschweig 1848.*
Kowalevsky. *Entwicklungsgeschichte der Sagitta. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VIIe sér. T. XVI. 1871.*
Derselbe. *Untersuchungen über die Entwicklung der Brachiopoden. Nachrichten der Kaiserl. Gesellschaft der Freunde der Naturerkenntniss etc. Bd. XIV. Moskau 1875. (Russisch.)*
Derselbe. *Weitere Studien über die Entwicklungsgeschichte des Amphioxus lanceolatus, nebst einem Beitrage zur Homologie des Nervensystems der Würmer und Wirbelthiere. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XIII. 1877.*
Metschnikoff. *Studien über die Entwicklung der Echinodermen u. Nemertinen. Mémoires de l'Académie impériale des sciences de St. Pétersbourg. VIIe sér. T. XIV. Nr. 8. 1869.*
Derselbe. *Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. Zeitschr. f. wissenschaftliche Zoologie. Bd. XX. 1870.*
Derselbe. *Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren. Zeitschr. für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XXIV. 1874.*
Casp. Fr. Wolff. *Ueber die Bildung des Darmcanals im bebrüteten Hühnchen. Uebersetzt von Fr. Meckel. Halle 1812.*
Haeckel. *Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. Jena 1875.*
His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. 1868.*
Derselbe. *Unsere Körperform und das physiol. Problem ihrer Entstehung. 1871.*
Lotze. *Allgemeine Physiologie. 1851.*
Oken. *Kritik der Dissertation von Pander. Isis 1817. Bd. II, pag. 1529.*
Pander. *Entwicklungsgeschichte des Küchels. Oken's Isis. Jahrg. 1818. Bd. I, p. 512 bis 524.*
Rauber. *Formbildung und Formstörung in der Entwicklung von Wirbelthieren. Cap. IV. (Formbildung und Cellularmechanik.) Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.*
Roux. *Die Entwicklungsmechanik der Organismen. Eine anatomische Wissenschaft der Zukunft. 1890.*
Rudolph Wagner. *Lehrbuch der Physiologie. 3. Auflage.*

ACHTES CAPITEL.

Entwicklung der Ursegmente.

Je mehr man auf späteren Stadien die Entwicklung der Wirbelthiere verfolgt, um so zahlreicher werden die Veränderungen, welche gleichzeitig an den verschiedensten Stellen des embryonalen Körpers auftreten. Hier kann es nun nicht unsere Aufgabe sein, Schritt für Schritt die gleichzeitig sich vollziehenden Vorgänge zu beschreiben, wodurch die Darstellung eine zerrissene und das Verständniss der einzelnen Processe erschwert werden würde, sondern es ist im didactischen Interesse geboten, aus der Summe vielfältiger Erscheinungen einen einzelnen Entwicklungsprocess herauszugreifen und ihn so weit zu verfolgen, bis er einen vorläufigen Abschluss gefunden hat.

Nach der Anlage des mittleren Keimblattes spielen sich an der Embryonalanlage zwei wichtige Processe ab. Der eine Process führt zu einer Gliederung der mittleren Keimblätter in die beiden Seitenplatten und in zwei links und rechts von der Chorda gelegene Reihen von würfelförmigen Körpern, welche man früher in irriger Deutung Urwirbel genannt hat, für welche man aber jetzt allein und ausschliesslich den richtigeren Namen der Ursegmente einführen sollte. Der andere Process, der sich etwa zur selben Zeit, wenigstens bei den höheren Wirbelthieren, vollzieht, führt zur Entstehung von Anlagen, aus welchen sich die Stützsubstanzen und das Blut der Wirbelthiere ableiten lassen.

In diesem Capitel wollen wir die Ursegmentbildung zunächst bei den Eiern des Amphioxus und der Amphibien, alsdann bei den Eiern der Fische, Vögel und Säugethiere in das Auge fassen.

Beim Amphioxus fällt die Ursegmentbildung mit der ersten Anlage des mittleren Keimblattes, mehr als bei den übrigen Wirbelthieren, zeitlich zusammen. Sowie am vorderen Ende des Embryos die beiden Coelomsäcke am Urdarm hervorzuwachsen beginnen, tritt auch schon eine von vorn nach hinten fortschreitende Eintheilung derselben in zwei Reihen kleinerer, hinter einander gelegener Säckchen ein (Fig. 129 *A*, *B*, *us*). Auch hier handelt es sich wieder um einen Faltungsprocess, der sich vielfach in der gleichen Weise wiederholt.

In geringer Entfernung vom Kopfende der rinnenförmigen Coelomausstülpung legt sich ihre aus Cylinderzellen zusammengesetzte Wand in eine zur Längsachse des Embryos quergestellte Falte, welche von oben und von der Seite her in die Leibeshöhle nach abwärts wächst;

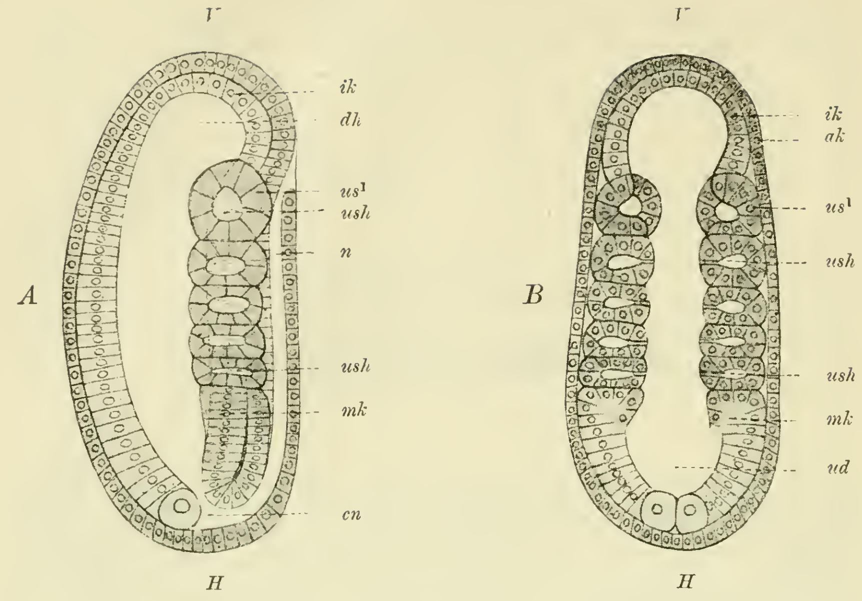


Fig. 129. **Amphioxusembryo mit fünf Paar Ursegmenten in optischen Durchschnitten** nach Hatschek.

A Von der Seite gesehen. *B* Vom Rücken gesehen.

In Figur *B* sind die Oeffnungen der Ursegmenthöhlen in die Darmhöhle, welche bei tieferer Einstellung zu sehen sind, angedeutet. *V* vorderes, *H* hinteres Ende, *ak*, *ik*, *mk* äusseres, inneres, mittleres Keimblatt, *dh* Darmhöhle, *n* Nervenrohr, *cn* Canalis neurentericus, *us*1 erstes Ursegment, *ush* Ursegmenthöhle, *ud* Urdarm.

in derselben Weise bildet sich alsbald jederseits in geringer Entfernung hinter der ersten eine zweite, hinter der zweiten eine dritte, vierte Querfalte und so fort in demselben Maasse, als sich der embryonale Körper in die Länge streckt und sich die Anlage des mittleren Keimblattes durch Fortschreiten der Aussackung nach dem Urmund zu vergrössert.

ak
n
us
mk1
mk2
ch
lh
dh
ik

Fig. 130. **Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxusembryo mit 11 Ursegmenten** nach Hatschek.

ak, *ik* äusseres, inneres Keimblatt, *mk*1, *mk*2 parietale, viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *us* Ursegment, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle.

Bei dem in Figur 129 dargestellten Embryo lassen sich jederseits 5 Säckchen zählen. Der Ausstülpungsprocess geht an der mit *mk* bezeichneten Stelle nach dem Urmund zu noch weiter und lässt durch Querfaltung eine ansehnliche Reihe von Ursegmenten aus sich hervorgehen, deren Zahl bei einer nur 24 Stunden alten Larve schon etwa auf 17 Paar gestiegen ist. Die Ursegmente zeigen anfänglich eine Oeffnung, durch welche ihr Hohlraum (*ush*) mit dem Darmraum in Verbindung steht. Alsbald aber beginnen sich diese Oeffnungen nach einander zu schliessen, indem ihre Ränder einander entgegen- und zusammenwachsen, und zwar in derselben Reihenfolge, in der die Abgliederung der Theile von vorn nach hinten erfolgt ist. Dabei dehnen sich die

Ursegmente (Fig. 130) allmählich unter Vermehrung und Gestaltsveränderung ihrer Zellen sowohl dorsal- als ventralwärts aus. Nach oben wachsen sie mehr und mehr zur Seite des Nervenrohrs empor, das sich mittlerweile von seinem Mutterboden, dem äusseren Keimblatt, ganz abgelöst hat. Nach abwärts schieben sie sich zwischen secundären Darm und äusseres Keimblatt hinein.

Schliesslich wäre gleich hier auch zu erwähnen, dass auf einem noch späteren Stadium, wie auf der rechten Seite der Figur 130 zu sehen ist, die dorsalen Abschnitte der Ursegmente sich von den ventralen abschnüren. Die ersteren liefern unter dem Verlust ihres Lumens die quergestreifte Musculatur des Körpers, aus den Hohlräumen der letzteren aber leitet sich die eigentliche ungegliederte Leibeshöhle her, indem die trennenden Scheidewände sich verdünnen, einreissen und schwinden.

Aehnliche Vorgänge vollziehen sich in etwas abgeänderter Weise bei den übrigen Wirbelthieren.

Bei den Tritonen (Fig. 131 *A* u. *B*) verdickt sich das mittlere Keimblatt zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) und der Anlage des Centralnervensystems (*mp*), welche sich zu dieser Zeit zu einer Rinne zusammen

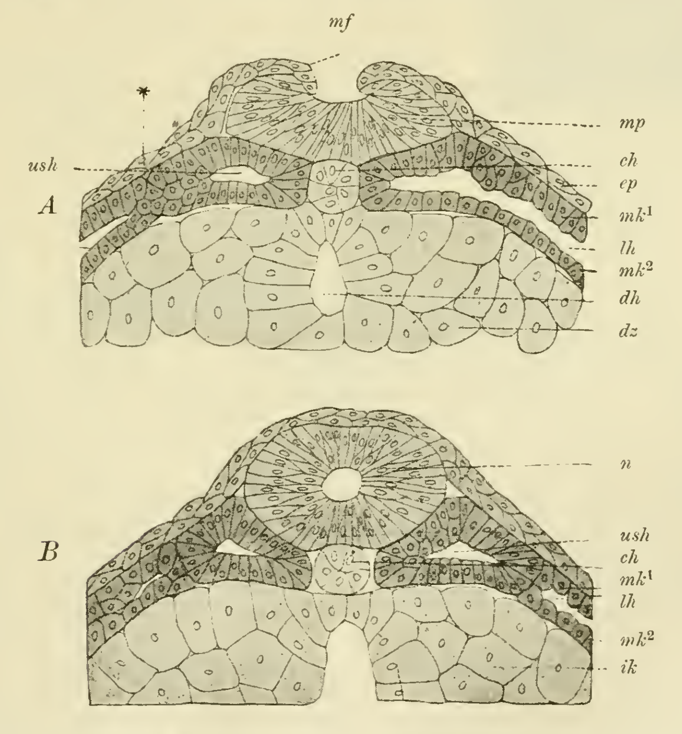


Fig. 131. **Zwei Querschnitte durch einen Tritonembryo.**

A Querschnitt durch die Gegend des Rumpfes, in welcher das Nervenrohr noch nicht geschlossen ist und die Ursegmente sich von den Seitenplatten abzuschnüren beginnen.

B Querschnitt durch die Gegend des Rumpfes, in welcher das Nervenrohr geschlossen ist und die Ursegmente sich gebildet haben.

mf Medullarfalten; *mp* Medullarplatte: *n* Nervenrohr; *ch* Chorda; *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt; mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt; *dh* Darmhöhle; *lh* Leibeshöhle; *ush* Ursegmenthöhle; *dz* Dotterzellen.

gekrümmt hat, und hierbei tritt in dem verdickten Theil ein Hohlraum (*ush*) durch Auseinanderweichen der visceralen und parietalen Lamelle hervor. Die Verdickung ist nicht durch eine Vermehrung der Zellenlagen, sondern einzig und allein dadurch hervorgerufen worden, daſs die Zellen an Höhe zunehmen und zu langen Cylindern auswachsen, welche um den Hohlraum als Epithel angeordnet sind. Wir unterscheiden diese zu beiden Seiten der Chorda und des Nervensystems gelegenen, verdickten Theile der mittleren Keimblätter als die Ursegmentplatten von den seitlichen Theilen oder den Seitenplatten. Im Bereich der letzteren sind die Zellen niedriger und ist gewöhnlich noch kein deutlich markirter Hohlraum zwischen visceralem und parietalem Blatte vorhanden.

Während nun beim Amphioxus der Process der Segmentirung sich auf das gesammte mittlere Keimblatt ausdehnt, ergreift er bei den Amphibien und ebenso bei allen übrigen Wirbelthieren nur den Theil, welcher an Chorda und Nervenrohr angrenzt, lässt dagegen die Seitenplatten unberührt. Die Segmentirung beginnt am Kopfende und schreitet langsam nach dem Urmund fort; sie vollzieht sich durch Faltung und Abschnürung. Die an Nervenrohr und Chorda angrenzende, von Cylinderzellen gebildete Epithellamelle erhebt sich in kleine Querfalten, die, durch gleich grosse Abstände von einander getrennt, in die Höhlung der Ursegmentplatte hineinwachsen und die Entstehung kleiner, hinter einander gelegener Säckchen veranlassen (Fig. 132).

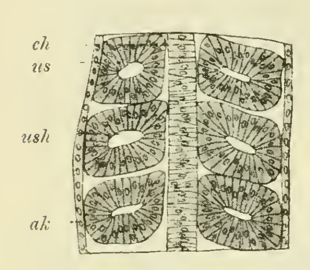


Fig. 132. **Frontalschnitt durch den Rücken eines Tritonembryo mit ausgebildeten Ursegmenten.** Man sieht zu beiden Seiten der Chorda (*ch*) die Ursegmente (*us*) mit ihren Ursegmenthöhlen (*ush*).

Bald darauf schnürt sich noch jedes Säckchen von den Seitenplatten ab (Fig. 131 *A* u. *B*). Man trifft daher jetzt sowohl an Quer- als Frontalschnitten links und rechts von Chorda und Nervenrohr cubische, von Cylinderzellen ausgekleidete Bläschen, welche von ihrer Umgebung überall durch einen Spaltraum abgegrenzt sind und in ihrem Innern eine kleine Ursegmenthöhle, ein Derivat der Leibeshöhle, umschliessen. Aus dem vorderen Faltenblatt geht die hintere Wand des neugebildeten Ursegments, aus dem hinteren Faltenblatt die vordere Wand des Restes der Ursegmentplatte oder des folgenden der demnächst sich abschnürenden Säckchen hervor.

Unter den Wirbelthieren, die sich aus meroblastischen Eiern entwickeln, scheinen die Selachier den ursprünglichen Modus der Ursegmentbildung am deutlichsten zu zeigen. Indem die parietalen und die visceralen Lamellen des mittleren Keimblattes auseinanderweichen, bildet sich jederseits eine deutliche Leibeshöhle aus (Fig. 136). Der dorsale, an das Nervenrohr angrenzende Abschnitt derselben (*mp*) erhält verdickte Wandungen und entspricht der oben unterschiedenen Ursegmentplatte, die sich gleichzeitig mit dem Deutlichwerden der Leibeshöhle in die Ursegmente zu gliedern beginnt. Im vorderen Abschnitte des Embryo wird eine Reihe von queren Theilungslinien bemerkbar, deren Zahl nach rückwärts continuirlich zunimmt. Längere Zeit hängen die Höhlungen der durch die Querfurchen von einander getrennten Ursegmente noch mit der gemeinsamen Leibeshöhle ventralwärts durch

enge Oeffnungen zusammen. Man kann daher die vorliegenden Befunde auch so darstellen, dass die Leibeshöhle nach dem Rücken des Embryo zu mit einer Reihe dicht hinter einander gelegener, kleiner, sackartiger Ausstülpungen besetzt ist. Später schnüren sich die Ursegmente (Fig. 137 *mp*) von der Leibeshöhle ganz ab, wobei sich ihre verdickten Wandungen fest an einander legen und die Ursegmenthöhle zum Schwund bringen.

Während bei den Selachiern noch deutlich hervortritt, dass die Bildung der Ursegmente auf Faltung und Abschnürung beruht, ist dieser Process bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren bis zur Unkenntlichkeit verwischt; es lässt sich dies einfach darauf zurückführen, dass die beiden Lamellen des mittleren Keimblattes längere Zeit fest auf einander gepresst bleiben und erst spät aus einander zu weichen beginnen, und dass sie aus mehreren Lagen kleiner Zellen zusammengesetzt sind. Der Faltungs- und Abschnürungsprocess erscheint hier als Spaltung einer soliden Zellenplatte in kleine, cubische Stücke.

Der an Chorda und Nervenrohr angrenzende Theil des mittleren Keimblattes bildet an dem Durchschnitt durch einen Hühnerembryo (Fig. 133) eine aus vielfach über einander gelagerten, kleinen Zellen bestehende, compacte Masse (*Pv*), die, soweit sie nicht in einzelne Stücke gegliedert ist, als Ursegmentplatte bezeichnet wird. In unserer Figur hängt sie seitwärts noch durch eine dünne Zellenbrücke mit den Seitenplatten zusammen, in deren Bereich die mittleren Keimblätter dünner und durch einen Spalt, die Leibeshöhle, von einander getrennt sind.

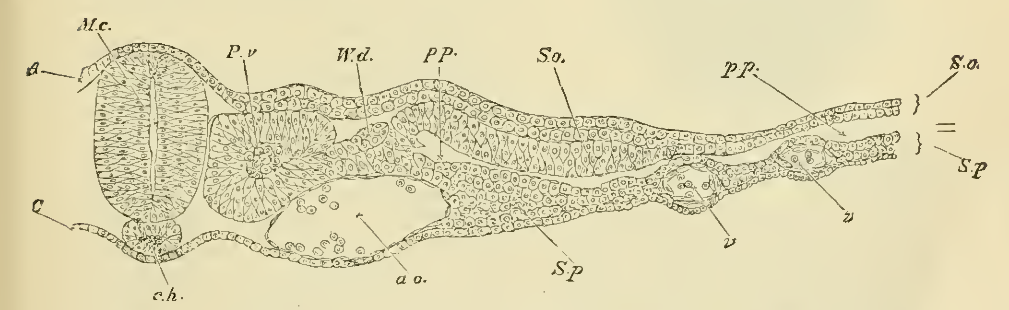


Fig. 133. **Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryo von 45 Stunden** nach Balfour.

Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt theilweise gesondert in das Ursegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich fasst.

Mc Medullarrohr; *Pv* Ursegment; *So* Rumpfplatte; *Sp* Darmplatte; *pp* Leibeshöhle; *ch* Chorda; *A* äusseres Keimblatt, *C* inneres Keimblatt; *ao* Aorta; *v* Blutgefäss; *Wd* Wolff'scher Gang.

Bei Betrachtung der Keimhaut von der Fläche erscheint die Gegend der Ursegmentplatten, wie im hinteren Abschnitt des 9 Tage alten Kaninchenembryo (Fig. 134) zu sehen ist, dunkler, als die Gegend der Seitenplatten, so dass man beide von einander als Stammzone (*stz*) und als Parietalzone (*pz*) unterschieden hat.

Die Entwicklung der Ursegmente macht sich beim Hühnchen am Anfang des zweiten Tages der Bebrütung, beim Kaninchen etwa am achten Tage bemerkbar. In der Stammzone, in einiger Entfernung vor der Primitivrinne, etwa in der Mitte der Embryonalanlage und links

und rechts von der Chorda und dem Nervenrohr treten helle, quere Streifen auf (Fig. 103. 107. 134). Sie entsprechen Querspalten, durch welche die Ursegmentplatten in die kleinen und soliden, cubischen Ursegmente (*uw*) abgetheilt werden. Bei dem in Fig. 134 dargestellten, 9 Tage alten Kaninchenembryo sind die Ursegmentplatten nach vorn in acht Paar Ursegmente (*uw*) zerfallen, während sie am hinteren Ende der Embryonalanlage noch eine zusammenhängende Zellenmasse darstellen, die in der Flächenansicht dunkler als die Umgebung erscheint (Stammzone, *stz*).

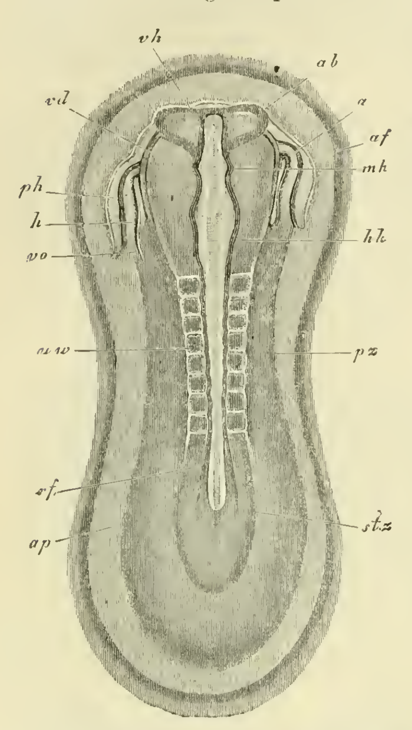


Fig. 134. **Kaninchenembryo des 9. Tages, von der Rückenseite gesehen.** Nach Kölliker. 21-fach vergrössert.

Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich 8 Paar Ursegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt.

ap heller Fruchthof; *rf* Rückenfurche; *vh* Vorderhirn; *ab* Augenblasen; *mh* Mittelhirn; *hh* Hinterhirn; *uw* Ursegment; *stz* Stammzone; *pz* Parietalzone; *h* Herz; *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle; *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte; *af* Amnionfalte; *vo* Vena omphalomesenterica.

Auf einem etwas weiter vorgerückten Stadium entwickelt sich in jedem Ursegment, wahrscheinlich unter Ausscheidung von Flüssigkeit, wie bei den Amphibien und Selachiern, ein kleiner Hohlraum, um welchen sich die Zellen in radiärer Richtung herum gruppiren (Fig. 142). Auch hier steht er anfänglich wie bei den Selachiern mit der Leibeshöhle seitwärts in Zusammenhang, bis sich das Ursegment vollständig abgeschnürt hat.

Von dem bisher betrachteten Gliederungsprocess wird bei den Wirbelthieren ausser der Rumpfregion noch ein Theil der Kopfregion der Embryonalanlage betroffen. Man muss daher einerseits von Kopf- und andererseits von Rumpfsegmenten sprechen. Zahl und Beschaffenheit der ersteren genauer festzustellen, ist mit Schwierigkeiten verbunden. (Vergleiche Capitel XVII.) Jedenfalls aber ergibt das genauere Studium der frühesten, embryonalen Gliederung des Körpers in eine grössere Anzahl von Folgestücken das für die allgemeine Morphologie des Wirbelthierkörpers hochwichtige Ergebniss, dass der Kopf nicht minder als der Rumpf einen gegliederten Körpertheil darstellt und keinenfalls aus einem einzigen Ursegment hervorgegangen ist.

Zusammenfassung.

1) Bei den Wirbelthieren sondern sich die mittleren Keimblätter gleich nach ihrer Entstehung durch Faltungs- und Abschnürungsprocesse in mehrere Anlagen.

2) Der Sonderungsprocess im mittleren Keimblatt zeigt zwei Modificationen.

a) Beim Amphioxus gliedern sich die mittleren Keimblätter gleich bei ihrem ersten Auftreten *vollständig* in hinter einander gelegene Ursegmente.

   Später erst zerfällt jedes Ursegment in einen dorsalen Abschnitt (eigentliches Ursegment) und einen ventralen Abschnitt.

   Die dorsalen oder die eigentlichen Ursegmente liefern die quergestreifte Musculatur des Rumpfes.

   Die ventralen Segmente bilden die Leibeshöhle, welche Anfangs segmentirt ist, später unter Schwund der Scheidewände ein einheitlicher Hohlraum wird.

b) Bei allen übrigen Wirbelthieren sondern sich die Anlagen der mittleren Keimblätter zuerst in einen dorsalen und in einen ventralen Abschnitt, in die Ursegmentplatten und in die Seitenplatten.

   Die *Seitenplatten* bleiben unsegmentirt. Die in ihnen durch Auseinanderweichen des parietalen und des visceralen Mittelblatts sichtbar werdende Leibeshöhle ist in jeder Körperhälfte von Anfang an ein einheitlicher Raum.

   Die *Ursegmentplatten* werden allein segmentirt und zerfallen in die hinter einander gelegenen Ursegmente.

3) Die Segmentirung der mittleren Keimblätter erstreckt sich auch auf die spätere Kopfregion des Embryo. Man unterscheidet daher:

a) *Kopfsegmente*, deren Anzahl in den einzelnen Wirbelthierclassen eine strittige ist.

b) *Rumpfsegmente*, deren Anzahl während der Entwicklung vom hinteren Rumpfende her eine beständige Vermehrung erfährt.

NEUNTES CAPITEL.

Entwicklung von Bindesubstanz und Blut.
(Die Mesenchymtheorie.)

Mit der Frage nach der Entstehung von Bindesubstanz und Blut betreten wir ein sehr schwieriges Gebiet, dessen Bearbeitung zur Zeit von mehreren Seiten nicht ohne Erfolg in Angriff genommen worden ist. Auch hier wollen wir, ehe wir mit den schwerer zu verstehenden Verhältnissen der Wirbelthiere beginnen, uns mit einem einfacheren Fall aus der Entwicklung wirbelloser Thiere bekannt machen.

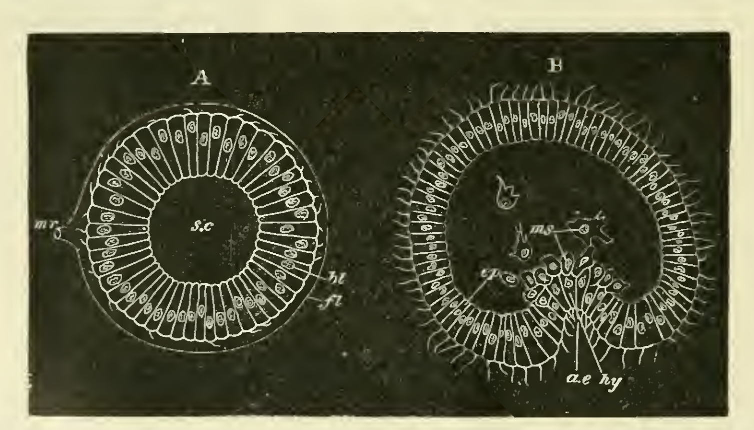


Fig. 135. **Zwei Entwicklungsstadien von Holothuria tubulosa, im optischen Querschnitt** (nach SELENKA) aus BALFOUR.

A Keimblase am Ende der Furchung. *B* Gastrulastadium.

mr Mikropyle, *fl* Chorion, *sc* Furchungshöhle, in welche frühzeitig Gallerte als Gallertkern abgeschieden wird, *bl* Keimblatt (Blastoderm); *ep* äusseres, *hy* inneres Keimblatt; *ms* vom inneren Keimblatt abstammende, amöboide Zellen; *ae* Urdarm.

Bei Coelenteraten und Echinodermen bildet sich zwischen den aus Epithelzellen zusammengesetzten Keimblättern ein Stützgewebe aus. Es besteht aus einer homogenen Gallerte, in welche einzelne isolirte, kugelige oder sternförmige Zellen, die vermöge amöboider Bewegung ihren Ort verändern können, eingestreut sind.

Das Gallertgewebe entwickelt sich meist sehr frühzeitig, bei den Echinodermen z. B. schon auf dem Keimblasenstadium (Fig. 135). Es wird bei ihnen zuerst in den Hohlraum der Keimblase (*A*) eine homogene, weiche Substanz, der Gallertkern (*s.c*), von den Epithelzellen ausgeschieden. In ihn wandern dann aus dem Epithel und zwar aus dem bestimmten Bezirk, welcher bei der Gastrulabildung als inneres Keimblatt (*hy*) eingestülpt wird (Fig. 135 *B*), mehrere Zellen (*ms*) ein, indem sie ihren epithelialen Charakter verlieren und nach Art von Lymphkörperchen Fortsätze ausstrecken. Sie verbreiten sich bald als Wanderzellen überall in der Gallerte.

Auf dem Gastrulastadium und später stellt die zellenhaltige Gallerte zwischen dem äusseren und dem inneren Keimblatt eine dritte Schicht dar, welche sich in histologischer Hinsicht von den epithelialen Grenzblättern unterscheidet und nach der oben gegebenen Definition, nach der wir unter Keimblatt nur eine Lage von epithelial angeordneten, eine Oberfläche begrenzenden Embryonalzellen verstehen, nicht als ein mittleres Keimblatt bezeichnet werden darf. Die Gallertschicht ist ein Product der Keimblätter, welches von ihnen durch den Namen Mesenchym oder Zwischenblatt unterschieden werden mag.

Einmal gebildet, wächst das Mesenchym als selbständiges Gewebe weiter, indem die auf einem bestimmten Entwicklungsstadium zuerst in die Gallerte eingewanderten Zellen, die man auch die Mesenchymkeime nennen kann, sich durch Theilung ununterbrochen vervielfältigen. Bei seinem Wachsthum dringt hierbei das Mesenchym in alle Lücken hinein, welche entstehen, wenn die beiden Grenzblätter, wie es bei vielen Coelenteraten geschieht, durch Faltenbildung und Ausstülpung die complicirtesten Formen bedingen; es gibt überall eine Unterlage und Stütze für die aufliegenden Epithelzellen ab. Hierbei können einzelne Mesenchymzellen auch ihren ursprünglichen histologischen Charakter als einfache Ernährungszellen der Zwischensubstanz verändern. So scheiden sie hier und da auf ihrer Oberfläche contractile Substanz ab und werden, wie bei Ctenophoren und Echinodermen zu beobachten ist, zu glatten Muskelzellen, die an beiden Enden entweder in eine feine Spitze auslaufen oder, was bei Wirbellosen noch häufiger der Fall ist, sich in mehrere feine Ausläufer theilen.

Ein ähnlicher Process, wie wir ihn eben kennen gelernt haben, scheint auch bei den Wirbelthieren, nachdem die beiden primären Keimblätter angelegt worden sind, zur Entstehung von Bindegewebe und Blut zu führen, von zwei Geweben, welche in morphologischer und physiologischer Hinsicht dem Mesenchym der wirbellosen Thiere entsprechen.

In den beiden ersten Auflagen des Lehrbuchs hob ich hervor, dass die ganze Mesenchymfrage bei den Wirbelthieren noch im Werden begriffen sei, dass die Darstellung daher nicht etwas Abgeschlossenes biete, sondern in vieler Hinsicht den Charakter des Provisorischen an sich trage. Seitdem ist auf diesem Gebiete ein wesentlicher Fortschritt herbeigeführt worden. Dank den Untersuchungen von Hatschek und Rabl, von Rückert, Ziegler, van Wijhe und Schwinck haben wir über die Entstehung der Bindesubstanzen genauere Aufschlüsse erhalten, dagegen ist die Frage nach dem Ursprung der Gefässendothelien und des Blutes eine minder geklärte. Dies bestimmt mich, im Folgenden beide Fragen getrennt zu behandeln.

a) Die Entstehung der Bindesubstanzen.

Das geeignete Object, an welchem sich die Entstehung der Bindesubstanzen am besten verfolgen lässt, scheinen Selachierembryonen zu sein. Als Mutterboden für die mesenchymatösen Gewebe dient hier das mittlere Keimblatt. Zur Zeit, wo die Ursegmente noch mit den Seitenplatten nach abwärts zusammenhängen und in diesen die Leibeshöhle sichtbar wird, tritt eine Zellenwucherung an der unteren Grenze jedes Ursegmentes auf, an der Seite, welche der Chorda zugekehrt ist. Sie wird gewöhnlich als Sklerotom bezeichnet. Sie enthält am Anfang eine kleine Ausstülpung der Leibeshöhle (Fig. 302 *A*, *sk*). An der so gekennzeichneten und von der Umgebung abgegrenzten, kleinen Stelle, welche sich an jedem Ursegment wiederholt, scheiden Zellen in grosser

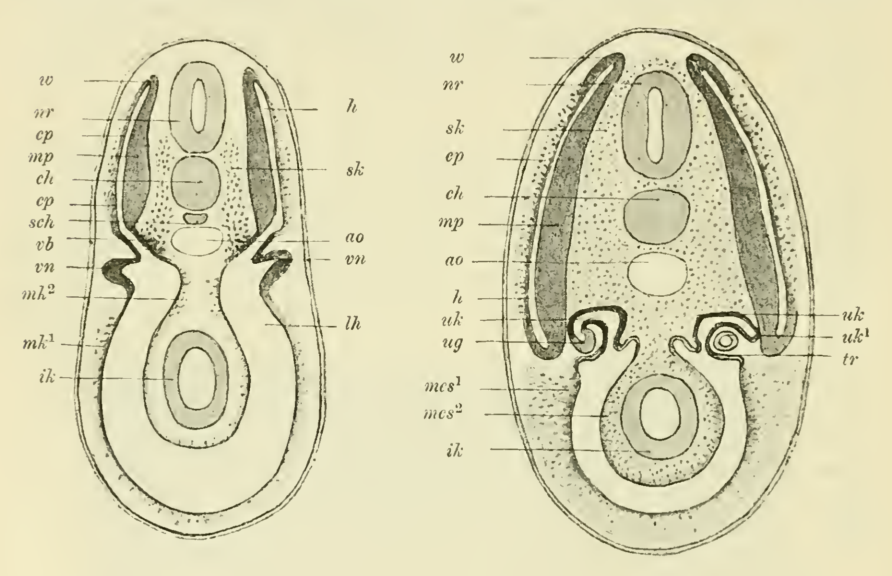


Fig. 136. Fig. 137.

Fig. 136 u. 137. **Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachierembryonen zur Veranschaulichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Producte des mittleren Keimblatts.** Mit einigen Abänderungen nach Wijhe.

Fig. 136. **Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Embryo, bei welchem die Muskelsegmente** (*mp*) **im Begriff stehen, sich abzuschnüren.**

Fig. 137. **Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo, bei welchem sich die Muskelsegmente eben abgeschnürt haben.**

nr Nervenrohr. *ch* Chorda. *ao* Aorta. *sch* subchordaler Strang. *mp* Muskelplatte des Ursegments. *w* Wachsthumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplatte (*cp*) umbiegt. *cp* Cutisplatte. *vb* Verbindungsstück des Ursegments mit der Leibeshöhle, aus welchem sich u. A. die Urnierencanälchen (137 *uk*) entwickeln. *sk* skeletogenes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Verbindungsstückes *vb* entsteht. *vn* Vorniere. mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt, aus deren Wandungen sich Mesenchym entwickelt. *lh* Leibeshöhle. *ik* Darmdrüsenblatt. *h* Höhle des Ursegments. *uk* Urnierencanälchen, aus dem Verbindungsstück *vb* des Schema 136 entstanden. uk^1 Stelle, wo sich das Urnierencanälchen vom Ursegment abgelöst hat. *ug* Urnierengang, mit dem sich rechterseits das Urnierencanälchen verbunden hat. *tr* Verbindung des Urnierencanälchens mit der Leibeshöhle (Nierentrichter). mes^1, mes^2 Mesenchym, das aus dem parietalen und visceralen Mittelblatt entstanden ist.

Anzahl (Fig. 136 *sk*) einzeln aus dem epithelialen Verbande aus, entfernen sich durch active Bewegungen von ihrem Ursprungsorte, wie die Mesenchymzellen bei wirbellosen Thieren, und breiten sich in dem Zwischenraum aus, der auf der einen Seite von der inneren Wand (*mp*) des Ursegments, auf der anderen Seite von Chorda (*ch*) und Nervenrohr (*nr*) begrenzt wird.

Bei ihrem Auftreten werden die amöboiden Zellen nur durch geringe Mengen von Zwischensubstanz getrennt; sie nehmen an Zahl rasch zu und drängen dadurch Chorda, Nervenrohr und Ursegmente bald weiter aus einander (Fig. 137). Die segmentale Anordnung, welche die Wucherungen bei ihrem allerersten Auftreten erkennen lassen (Fig. 232 *Vr*), schwindet sehr früh, indem sie bei ihrer Ausbreitung zu einer zusammenhängenden Schicht zusammenfliessen.

Das zu beiden Seiten von der Chorda aus dem mittleren Keimblatt hervorwuchernde Mesenchym gibt die Grundlage für das gesammte Achsenskelet ab; es liefert das skeletbildende (skeletogene) Gewebe, indem die linker- und rechterseits entstandenen Massen sich entgegenwachsen und verschmelzen. Wie die Fig. 137 zeigt, schiebt sich das Mesenchym (*sk*) dorsal und ventral um die Chorda (*ch*) herum und umhüllt sie allerseits mit einer immer dicker werdenden, bindegewebigen Scheide. In derselben Weise schliesst es ringsum das Nervenrohr (*nr*) ein und bildet die Membrana reuniens superior der älteren Embryologen, die Grundlage, aus der sich späterhin die bindegewebigen Hüllen des Nervenrohrs und die Wirbelbogen mit ihrem Bandapparat differenziren.

Aehnliche Verhältnisse wie bei den Selachiern lassen sich auch, obwohl weniger deutlich, bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren beobachten; sie sind schon von Remak, Kölliker u. A. beschrieben und mit der Entstehung der Wirbelsäule in Zusammenhang gebracht worden. Die Ursegmente, welche ursprünglich solid sind, bekommen bald eine kleine Höhle (Fig. 142), um welche herum die Zellen zu einem geschlossenen Epithel angeordnet sind. Dann beginnt ein nach unten und medial gelegener Theil der Ursegmentwandung ausserordentlich lebhaft zu wuchern und eine Masse embryonaler Bindesubstanz zu liefern, die sich in der oben beschriebenen Weise um Chorda und Nervenrohr ausbreitet. Aus dem nicht mit in Wucherung gerathenen, dorsal und lateral gelegenen Theil des Ursegmentes (Fig. 142 *ms*), das späterhin seine Höhlung wieder einbüsst, geht vorzugsweise die Anlage der Rumpfmusculatur hervor. Dieser Theil wird daher jetzt als Muskelplatte (*ms*) unterschieden.

Eine Entstehung von Mesenchym findet ausser an den Ursegmenten noch an drei anderen Stellen des mittleren Keimblattes statt, am Darmfaserblatt, am Hautfaserblatt und endlich noch an derjenigen Wand der Ursegmente, welche der Epidermis zugekehrt ist und den Namen der Cutisplatte von Rabl empfangen hat. Die Verhältnisse sind auch hier wieder am besten bei den Selachiern zu verfolgen.

Vom Darmfaserblatt, das auf frühen Stadien theils aus cubischen, theils aus cylindrischen Zellen zusammengesetzt ist (Fig. 136 mk^2), wandern einzelne Zellen aus und verbreiten sich auf der Oberfläche des Darmdrüsenblattes; sie finden sich an Stellen, wo weit und breit kein Gefäss zu bemerken ist. Sie liefern das immer reichlicher werdende Darmmesenchym, welches sich später theils in Bindegewebe, theils in die glatten Muskelzellen der Tunica muscularis umwandelt (Fig. 137 mes^2).

Aehnliches wiederholt sich am Hautfaserblatt. Auswandernde Zellen

erzeugen zwischen Epithel der Leibeshöhle und der Epidermis eine Zwischenschicht von Mesenchymzellen (Fig. 136 *mk*[1], Fig. 137 *mes*[1]).

Ein wichtiger Ort für die Erzeugung von Bindegewebe ist endlich noch die Cutisplatte, d. h. die an die Epidermis angrenzende Epithelschicht des ursprünglichen Ursegmentes (Fig. 136 *cp*). Der Process erfolgt hier später, als an den anderen namhaft gemachten Orten, und beginnt mit einer lebhaften Zellenwucherung, die allmählich zu einer vollständigen Auflösung der Epithellamelle führt. „Die Auflösung geht", wie Rabl bemerkt, „in der Weise vor sich, dass die Zellen, die bisher einen epithelialen Charakter zeigten, sich von einander trennen und dadurch ihren epithelialen Charakter verlieren." Von diesem Theil des Mesenchyms ist wahrscheinlich die Lederhaut abzuleiten.

Dass die zwischen den Epithellamellen zerstreuten Mesenchymzellen Ortsveränderungen in höherem Maasse nach Art der Wanderzellen ausführen können, zeigt wohl am schönsten die Untersuchung durchsichtiger Knochenfischembryonen. „Man sieht deutlich", so schildert Wenkebach, „wie die Zellen selbständig mittelst amöboider Bewegungen und oft ausserordentlich langer, protoplasmatischer Fortsätze sich im Körper des Embryo und auf dem nicht mit Hypoblast umkleideten Dotter bewegen und nach bestimmten Stellen kriechen, als handelten sie mit Wille und Bewusstsein." Vermöge dieser Eigenschaft dringen die Mesenchymzellen activ in alle grösseren und feineren Spalträume hinein, die zwischen den Keimblättern und den aus ihnen entstandenen Organanlagen vorhanden sind. Ueberall bilden sie eine Füll- und Bindemasse zwischen denselben, welche später als Träger der Blut- und Lymphbahnen, sowie der Nerven noch eine erhöhte Bedeutung gewinnt.

Im Vergleich zu den früheren Auflagen des Lehrbuchs habe ich hier eine wesentlich andere Darstellung von der Entwicklung des Mesenchyms gegeben. Früher glaubte ich, gestützt auf die Untersuchungen von His, Waldeyer, Kollmann u. A., bei den meroblastischen Eiern den Hauptursprung des Mesenchyms in einen beschränkten Bezirk des Keims, in den dunklen Fruchthof verlegen zu müssen, und liess das Zellenmaterial vom Darmdrüsenblatt, speciell vom Dotterwall, durch Abspaltung entstehen. Jetzt dagegen nehme ich, im Anschluss an Kölliker, Rabl, Ziegler u. A., einen mehrfachen Ursprung aus verschiedenen Stellen des mittleren Keimblattes an. Ich komme so wieder zu einer Auffassung zurück, die ich schon in der Coelomtheorie (pag. 80) und in der Schrift über das mittlere Keimblatt (pag. 122) als wahrscheinlich hingestellt hatte, zu der Auffassung nämlich, dass bei den Wirbelthieren vielleicht an mehreren getrennten Stellen zugleich Mesenchymkeime durch Auswanderung von Zellen gebildet werden. Mag übrigens die Entwicklung des Mesenchyms von einer oder von mehreren Stellen aus erfolgen, das Wesen der Mesenchymtheorie wird davon nicht betroffen, denn das Wesentliche derselben besteht darin, dass sie in der frühesten Entwicklung der Gewebe einen Gegensatz feststellt zwischen den epithelialen Keimblättern und einem durch Aufhebung des epithelialen Verbandes entstandenen Füllgewebe, welches sich zwischen den Grenzblättern ausbreitet und bald als etwas Selbständiges erscheint.

Es würde sogar auf dem Boden dieser Theorie nicht wunderbar erscheinen, wenn die Production der Mesenchymgewebe nicht bloss auf das mittlere Keimblatt beschränkt sein sollte, sondern noch eine Betheiligung des Darmdrüsenblatts durch Abgabe von Zellenmaterial stattfände.

b) Die Entstehung der Gefässendothelien und des Blutes.

Die Frage nach dem Ursprung der in der Ueberschrift aufgeführten Gewebe ist eine der unklarsten auf dem Gebiete der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Gerade die Forscher, welche in jüngster Zeit mit den zuverlässigsten Methoden den Gegenstand aufzuklären versucht haben, stehen nicht an, die Unsicherheit in der Deutung der sich ihnen darbietenden Befunde hervorzuheben. Selbst das niederste Wirbelthier, das sich durch die grössere Einfachheit seines Baues und durch leichtere Verständlichkeit aller Entwicklungsprocesse auszeichnet, der Amphioxus lanc., hat uns bei dieser Frage im Stiche gelassen. Denn der beste Kenner der Amphioxusentwicklung, Hatschek, bezeichnet die Blutgefässe als das einzige Organsystem, über dessen Herkunft er nicht habe ins Klare kommen können

Daher stehen sich denn auch viele Ansichten und Beobachtungen auf dem jetzt zu erörternden Gebiete zum Theil schroff gegenüber. Einen zusammenfassenden Ueberblick über dieselben zu geben, ist ohne eine grössere Ausführlichkeit, welche dem Plan des Lehrbuchs zuwiderlaufen würde, nicht möglich; ich beschränke mich daher darauf, erstens einen Ueberblick über die verschiedenen Möglichkeiten zu geben, nach welchen sich die Entstehung der Gefässe und des Blutes vollziehen könnte, und zweitens eine Reihe von Beobachtungen mitzutheilen, welche bei Amphibien, Selachiern, Vögeln und Säugethieren gemacht worden sind; doch mag hier immer im Auge behalten werden, dass noch Vieles zweifelhaft ist, und dass die nächsten Jahre manchen Wandel in unseren Auffassungen herbeiführen können.

Nach einer Auffassung entwickeln sich die Gefässhohlräume aus Spaltlücken, welche bei der Anlage des Mesenchyms zwischen den Keimblättern frei bleiben. Eine Abgrenzung erhalten diese Räume dadurch, dass benachbarte Mesenchymzellen sie einzuscheiden beginnen und sich zu einem Gefässendothel an einander legen. „Das Blutgefässsystem und das Lymphgefässsystem“, bemerkt Ziegler, „gehen in der ersten Anlage aus Resten der primären Leibeshöhle (Zwischenraum zwischen den primären Keimblättern) hervor, welche, bei der allgemeinen Ausbreitung des Bildungsgewebes (Mesenchyms) zurückbleibend, als Gefässe, Lacunen oder Interstitien von demselben umschlossen und in dasselbe aufgenommen werden.“ Die geformten Elemente entstehen an einzelnen Stellen der Blutbahn durch Wucherung und Ablösung von Zellen des Mesenchyms.

Nach einer zweiten Ansicht bilden sich die Gefässe in der Weise, dass sich im Mesenchymgewebe Zellen in Reihen an einander legen, und dass sich die Zellstränge im Innern aushöhlen, wobei die oberflächlichsten Zellen die Endothelwand liefern, während die übrigen Zellen zu Blutkörperchen werden. Die Blutgefässe sind daher nichts Anderes als nachträglich im Mesenchymgewebe durch Vermittelung der Zellen desselben entstandene Hohlraumbildungen. Beide Ansichten stimmen darin überein, dass sie die Gruppe der Bindesubstanzen und das Blut in einen genetischen Zusammenhang bringen und das letztere als Umbildungsproduct des Mesenchyms erscheinen lassen.

Im Einzelnen können übrigens beide Ansichten noch Variationen darbieten, je nachdem sie dem Mesenchym einen verschiedenartigen Ursprung zuertheilen und es entweder nur aus dem mittleren oder

nur aus dem inneren Keimblatt oder dadurch entstehen lassen, dass aus beiden Zellen auswandern und sich zu einer Anlage vereinigen. Noch andere Verschiedenheiten ergeben sich daraus, dass die erste Anlage der Blutbahn bald in einen beschränkten Bezirk des Keims, bald an mehrere Stellen verlegt wird. So wird von einigen Forschern für die meroblastischen Eier der Vögel der dunkle Fruchthof als der Ort bezeichnet, wo sich zuerst Gefässe und Blut bilden. Von hier aus sollen sie in den eigentlichen embryonalen Körper erst hineinwachsen. Das Gegentheil wird von den Knochenfischen berichtet, bei denen die ersten Gefässe, Herz, Aorta, Caudal- und Subintestinalvene nebst Blutkörperchen im embryonalen Körper selbst am frühzeitigsten entstehen, während sie auf dem Dotter erst später in die Erscheinung treten. Für die Selachier endlich wird eine locale Entstehung der Gefässe sowohl für den dunklen Fruchthof, als für den embryonalen Körper im engeren Sinne behauptet.

Im Gegensatz zu den zwei bisher erörterten Ansichten nimmt eine dritte Ansicht einen getrennten Ursprung einerseits für die Bindesubstanzen, andererseits für das Gefässendothel und das Blut an. Während erstere durch Auswanderung von Zellen aus dem mittleren Keimblatt angelegt werden, soll das Gefässendothel aus Zellen des Darmdrüsenblattes hervorgehen. Es soll sich ein Endothelsäckchen (vielleicht durch Abschnürung) bilden und eine selbständige Anlage darstellen, welche durch Sprossenbildung den Gefässbaum aus sich hervorwachsen lässt.

Nach dieser kurzen Uebersicht über verschiedene Entstehungsmöglichkeiten der Blutbahn wende ich mich zur Beschreibung einiger Befunde, über deren Bedeutung freilich die Ansichten auch häufig weit auseinandergehen. Für die Amphibien geben Götte, Schwink und Maurer mit Bestimmtheit an, dass an der ventralen Seite des in den Urdarm aufgenommenen Haufens der Dotterzellen einzelne sich durch Theilung vermehren und Gruppen kleinerer Zellen erzeugen, welche sich zu Blutgefässen und Blutkörperchen umwandeln.

Eine grosse Rolle in der Frage nach dem Ursprung des Blutes spielt der dunkle Fruchthof der meroblastischen Eier.

Beim Hühnchen, das wir unserer Darstellung besonders zu Grunde legen wollen, setzt sich der dunkle Fruchthof zur Zeit, wo das mittlere Keimblatt durch Faltenbildung vom Urmund aus angelegt wird, nur aus den beiden primären Grenzblättern zusammen.

Dass äussere Keimblatt ist, wie schon früher im Capitel V beschrieben wurde, im Allgemeinen einfach beschaffen, da es aus einer einzigen Lage kleiner, cubischer Zellen gebildet wird. Das innere Keimblatt (Fig. 71 *ik* und Fig. 138) dagegen verändert, je mehr wir uns dem Rande der Scheibe nähern, seine Beschaffenheit. In dem hellen Fruchthof und in dem nächst angrenzenden Theil erscheint es als eine einfache Lage von stark abgeplatteten Zellen und ist vom Dotterboden durch eine mit eiweisshaltiger Flüssigkeit gefüllte Höhle ge-

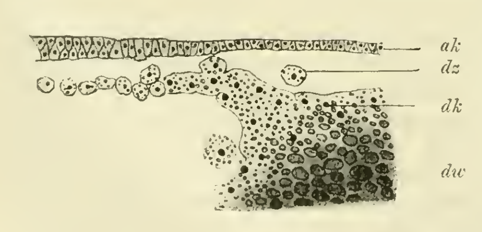


Fig. 138. **Durchschnitt durch den Rand der Keimscheibe eines 6 Stunden bebrüteten Hühnereies,** nach Duval.
ak äusseres Keimblatt, *dz* Dotterzelle, *dk* Dotterkerne, *dw* Dotterwall.

trennt; im dunklen Fruchthof ruht es dem Dotter unmittelbar auf; seine Zellen werden immer höher, cubisch oder polygonal, und endlich hört es mit einer sehr stark verdickten Randzone, dem schon früher erwähnten Dotterwall (*dw*), auf. Es ist dies die wichtige Gegend des Keims, mit welcher wir uns jetzt noch besonders zu beschäftigen haben.

Der Dotterwall besteht beim Hühnchen theils aus Embryonalzellen, die sich von einander abgrenzen lassen, theils aus Dottermaterial, in welches zahlreiche, in Protoplasma eingehüllte, grössere und kleinere Kerne (die Merocyten), wie auf den Endstadien des Furchungsprocesses, eingeschlossen sind.

Derartige freie Kerne sind während des Verlaufs der Keimblattbildung auch bei Selachiern, Teleostiern und Reptilien (Kupffer, Hoffmann, Rückert, Strahl, Swaen) mit aller Sicherheit im Randbezirk des Dotters nachgewiesen worden.

Eine genaue Beschreibung der Dotterkerne hat Rückert für das Ei der Selachier gegeben (Fig. 139). Sie sind hier am Randtheil der Keimscheibe in nicht geringer Zahl in den Dotter eingebettet und zeichnen sich durch ihre Grösse aus, welche das Zehnfache vom Durchmesser eines gewöhnlichen Kerns erreichen kann (k^1, k^*). Von dem den Kern (k^*) einhüllenden Protoplasmamantel geht ein reich verzweigtes Netzwerk von Ausläufern aus. In die Lücken des Netzes sind Dotterelemente (*d*) in grösserer Menge eingelagert von der Grösse der gewöhnlichen Dotterplättchen bis herab zu den feinsten Körnern. Erstere sind häufig in Zerfall begriffen. Man kann hieraus wie aus anderen Erscheinungen schliessen, dass am Rand des Keims ein lebhafter Verbrauch von Reservestoffen stattfindet. Diese werden von dem kernhaltigen Protoplasmanetz als Nahrungsmaterial aufgenommen und durch intracelluläre Verdauung zu seinem Wachsthum verwendet. In Folge dessen sieht man auch die Dotterkerne in lebhafter Vermehrung.

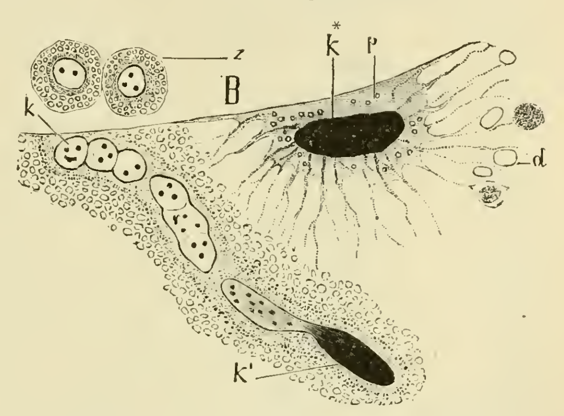


Fig. 139. **Dotterkerne (Merocyten) von Pristiurus, unterhalb der Keimhöhle *B* gelegen**, nach Rückert.

z Embryonalzellen, *k* oberflächliche helle Kerne, k^1 Kern aus der Tiefe, k^* chromatinreicher Randkern, grossentheils vom umgebenden Dotter befreit, um die Ausläufer des Protoplasmamantels zu demonstriren, *d* Dotterplättchen.

Nach der Oberfläche des Dotters zu gehen aus den tiefer gelegenen, grossen Dotterkernen Haufen kleinerer Kerne (Fig. 139 *k*) hervor. Aus diesen werden schliesslich echte Keimzellen (*z*), indem die kleinen Kerne mit einem Protoplasmamantel umgeben, sich vom Dotter gleichsam durch einen Act nachträglicher Furchung ablösen. „Indem so die Merocyten einerseits ununterbrochen neues Nährmaterial aus dem Dotter aufnehmen, andererseits dasselbe fortwährend in Form von Zellen an die Keimblätter des werdenden Embryo abgeben, stellen sie zwischen letz-

terem und dem Dotter ein wichtiges Bindeglied dar.“ (Rückert.)

Ueber die Bedeutung des Dotterwalls und der in ihn eingeschlossenen Merocyten gehen die Ansichten der Forscher weit aus einander. Nur darüber ist man wohl einig, dass der Dotterwall zur Vergrösserung des unteren Keimblattes beiträgt, indem einzelne Zellen selbständig werden und sich an die epithelial angeordneten Elemente seitlich anschliessen. Dagegen erscheint es weniger sicher, inwieweit er an der Blutbildung betheiligt ist. Nach Beobachtungen von His, Disse, Rauber, Kollmann, Rückert, Swaen, Gensch, Hoffmann u. A. soll dies während eines beschränkten Entwicklungsstadiums bei Selachiern, Teleostiern, Reptilien und Vögeln der Fall sein.

Bei Selachiern bildet sich der vordere Rand der Keimscheibe zuerst zur Gefässzone um. Hier konnten Rückert und Hoffmann unzweideutige Belege finden, dass die eigenthümlichen, oben beschriebenen, mit grossen Kernen versehenen Zellelemente des Dotters (Merocyten) zur Bildung von Blutinseln beitragen, indem sie in Haufen kleiner Zellen zerfallen, sich vom dotterhaltigen Theil des unteren Keimblattes ablösen und sich einerseits in die Wandzellen der ersten Gefässe, anderseits in Blutkörperchen sondern. Rückert lässt auch weiterhin das für die Blutbildung bestimmte Material sich durch frisch abgefurchte Zellen vom Dotter aus ergänzen.

Mit derselben Bestimmtheit bemerkt Swaen: „Les premiers îlots sanguins se développent aux dépens des éléments de l'hypoblaste. Ces derniers constituent à la fin de ce développement les parois de cavité vasculaires closes et les cellules sanguines qui les remplissent.“ Ebenso macht Gensch bei den Knochenfischen die grossen Zellen im Dotter für die Blutbildung verantwortlich. Auch für die Reptilien findet Hoffmann, dass das Blut und die endothelialen Gefässwände und die zwischen den Gefässen gelegenen, spindeligen Zellen ein Product des inneren Keimblattes sind, und dass sie an bestimmten Stellen der Keimscheibe schon zu einer Zeit auftreten, in der sich das mittlere Keimblatt dort noch nicht angelegt hat.

Endlich wird vom Hühnerkeim angegeben, dass am Ende des ersten Bebrütungstages der Dotterwall durch Wucherung der in ihm eingeschlossenen Kerne sehr zellenreich geworden ist, und dass hierauf sein Zellenreichthum wieder abnimmt. Es löst sich nämlich jetzt ein Theil der durch lebhafte Wucherung gebildeten Zellen von ihm ab, geräth in den Zwischenraum zwischen äusserem und innerem Keimblatt und erzeugt hier eine dritte, an Mächtigkeit immer mehr zunehmende, selbständige Schicht, während der Rest sich zu einem Epithel aus grossen Cylinderzellen umgestaltet, welche Dotterkörner einschliessen. Die mittlere Schicht wird von mehreren Forschern als eine selbständige Anlage des Keims beurtheilt und ist in diesem Sinne von His als Parablast, von Disse und Anderen als Gefässblatt, von Rauber als Desmohaemoblast und von Kollmann als Randkeim oder Acroblast beschrieben worden.

Alle diese Angaben bedürfen noch genauerer Bestätigung, da sie bis in die jüngste Zeit vielfach in Zweifel gezogen worden sind. So hat Kölliker immer den Standpunkt vertreten, dass sowohl die Bindesubstanzen, als auch die Gefässe und das Blut Bildungsproducte des mittleren Keimblattes sind und von ihm in seinen peripheren Abschnitten erzeugt werden. Beim Studium der Selachier konnte sich Kastschenko nicht überzeugen, dass die Merocyten für die Blut- und

Gefässbildung besondere Bedeutung haben, ohne es indessen in Abrede stellen zu wollen. Um so entschiedener sprechen sich Wenkebach und Ziegler auf Grund ihrer Untersuchung der Knochenfische gegen den von Gensch angegebenen Modus der Blutbildung aus. Nach Ziegler entwickeln sich die Blutkörperchen in Gefässen des embryonalen Körpers selbst. Die freien Kerne des Dotters, die Merocyten, sollen sich dagegen nicht an der Bildung der embryonalen Gewebe betheiligen, sie sollen in Anpassung an die Function der Resorption des Dotters eigenthümliche Modificationen erleiden, welche „die mehrfach behauptete, aber nirgends erwiesene Erzeugung von Blutkörperchen als unwahrscheinlich erscheinen lassen“.

Bei dieser Sachlage muss ich die Frage nach der Herkunft der Zellschicht, in welcher im Bereich des dunkeln Fruchthofs die Blutbildung vor sich geht, zur Zeit als eine noch nicht spruchreife ansehen.

Was die weiteren Veränderungen betrifft, durch die sich die fragliche Zellschicht beim Hühnerkeim in Bindesubstanz und Blut umwandelt, so schliesse ich mich auf diesem gleichfalls schwierigen Untersuchungsgebiet im Ganzen der Darstellung Kölliker's an.

Am Ende des ersten Tages der Bebrütung ordnen sich die zwischen Darmdrüsenblatt und äusserem Keimblatt gelegenen Zellhaufen zu cylindrischen oder unregelmässig begrenzten Strängen an, die sich unter einander zu einem engmaschigen Netzwerk verbinden; sie sind die ersten Anlagen sowohl für die Gefässe, als auch für den Gefässinhalt oder das Blut. In den Lücken des Netzes finden sich Gruppen von Keimzellen, welche später zu em-

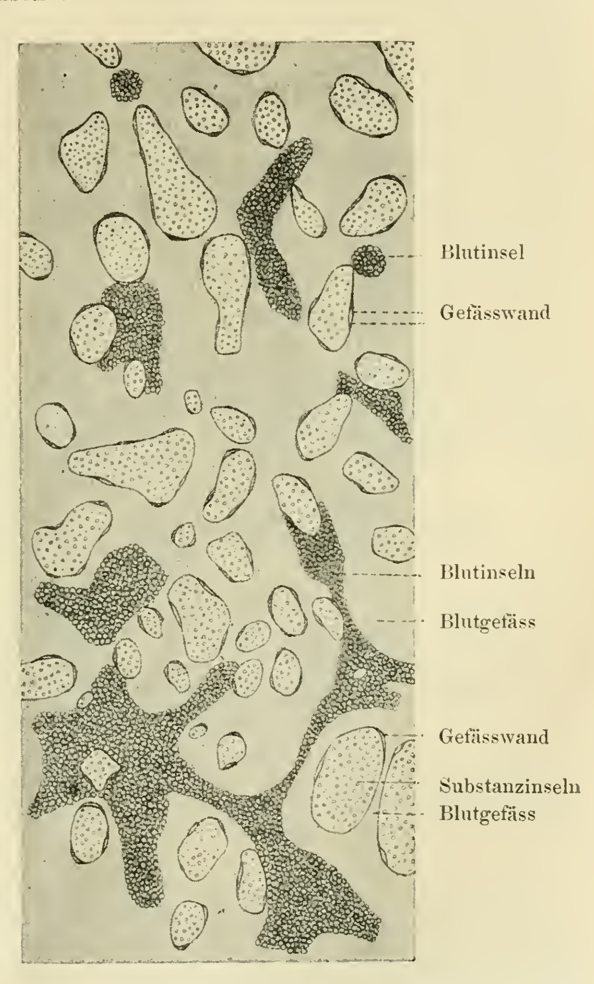


Fig. 140. **Ein Stück des Gefässhofes von der Keimscheibe eines Hühnerembryo, bei welchem 12 Urwirbel entwickelt sind.** Nach Disse.

Man sieht das Netz der dunkler schattirten Blutbahnen, in denen die Blutinseln, die Bildungsherde der Blutkörperchen, liegen. Die hellen Lücken im Gefässnetz, dessen Wand von platten Endothelzellen gebildet wird, sind die Substanzinseln.

bryonalem Bindegewebe werden und die Substanzinseln (Fig. 140) der Autoren darstellen.

Am Anfang des zweiten Tages der Bebrütung werden die soliden Gefässanlagen um so deutlicher, je mehr sie sich nach aussen durch eine besondere Wandung abgrenzen, und je mehr sie in ihrem Innern einen Hohlraum erhalten. Die Gefässwand entwickelt sich aus den oberflächlichsten Zellen der Stränge und ist in den ersten Tagen der Bebrütung aus einer einzigen Schicht ganz abgeplatteter, polygonaler Elemente zusammengesetzt, daher man die ersten Gefässe des Embryo auch vielfach als Endothelröhren bezeichnet hat (Fig. 140 und Fig. 141 *gw*).

Der Hohlraum der Gefässe bildet sich wahrscheinlich in der Weise, dass aus der Umgebung Flüssigkeit in die ursprünglich soliden Stränge eindringt und das Blutplasma liefert, und dass dadurch die Zellen aus einander und zur Seite gedrängt werden. Letztere stellen dann hie und da Verdickungen der Wand dar; es ragen Hügel locker verbundener, kugeliger Zellen in die Flüssigkeitsräume hinein (Fig. 140, Blutinseln). Die eben wegsam werdenden Gefässe sind in Folge dessen sehr unregelmässig beschaffen, indem enge und weitere, oft mit Aussackungen versehene Stellen abwechseln (Fig. 140), und indem bald die Gefässe ganz ausgehöhlt und mit Flüssigkeit gefüllte Endothelröhren darstellen, bald durch die verschieden gestalteten, von der Wand vorspringenden Zellenaggregate noch mehr oder minder unwegsam sind.

Die Zellenaggregate selbst sind nichts Anderes als die Bildungsherde der geformten Bestandtheile des Blutes. Es werden die kugeligen, kleinen, kernhaltigen Zellen, welche noch dunkle Dotterkörnchen einschliessen, zuerst durch Auflösung der letzteren homogener, dann nehmen sie, indem sich in ihnen Blutfarbstoff bildet, eine schwach gelbliche Farbe an, die allmählich intensiver wird.

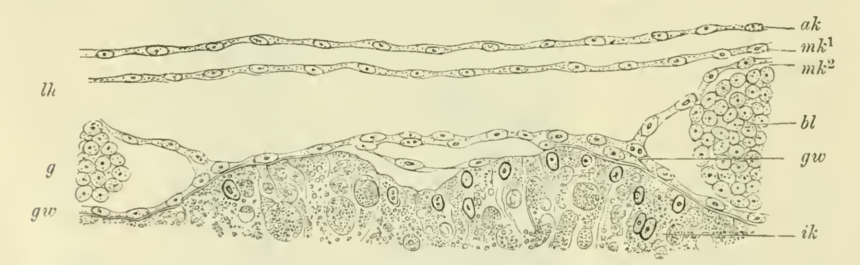


Fig. 141. **Querschnitt durch ein Stück des Gefässhofes** nach Disse. *ak* äusseres, *ik* inneres Keimblatt; mk^1 parietale, mk^2 viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes; *lh* ausserembryonale Leibeshöhle; *gw* Gefässwand, aus Endothelzellen gebildet; *bl* Blutzellen; *g* Gefässe.

Wenn man zu dieser Zeit eine vom Dotter abgelöste Keimhaut betrachtet, so zeigt sich die Zone, in welcher die Blutbildung stattfindet, mit mehr oder minder intensiv blutroth gefärbten Flecken bedeckt, welche theils rundlich, theils länglich, theils verästelt sind und als die Blutpunkte oder Blutinseln der Keimhaut bekannt sind (Fig. 140). Von diesen Bildungsherden lösen sich nun die oberflächlichen Zellen ab und gerathen als isolirte, rothe Blutkörperchen in die Blutflüssigkeit hinein. Hier vermehren sie sich, ebenso wie in den Blutinseln, durch Theilung, wobei ihr Kern sich in die bekannten Spindelfiguren umwandelt.

Wie zuerst Remak gezeigt hat, sind Theilungen von Blutzellen beim Hühnchen bis zum 6. Tage der Bebrütung in grosser Anzahl zu beobachten, während sie späterhin seltener werden und dann ganz verschwinden. Auch bei den Säugethieren und beim Menschen (Fol) besitzen die ersten embryonalen Blutkörperchen, welche, wie bei den anderen Wirbelthieren, zu dieser Zeit mit einem echten Zellenkern versehen sind, das Vermögen der Theilung.

In demselben Maasse, als sich noch weiter Blutkörperchen von den Blutpunkten ablösen, werden diese immer kleiner und schwinden endlich ganz; die Gefässe aber enthalten dann ohne Ausnahme anstatt einer hellen Flüssigkeit rothes, an geformten Bestandtheilen reiches Blut (Fig. 141 *bl*).

Weiterhin gehen in den sogenannten Substanzinseln (Fig. 140) Veränderungen vor sich, welche zur Entstehung embryonaler Bindesubstanz führen. Die zuerst kugeligen Keimzellen rücken unter Ausscheidung einer homogenen Zwischensubstanz weiter aus einander, sie werden sternförmig (Fig. 142 *sp*) und strecken Fortsätze aus, mit welchen sie sich zu einem in der Gallerte überall verbreiteten Netzwerk verbinden; andere legen sich den Endothelröhren der Gefässe an.

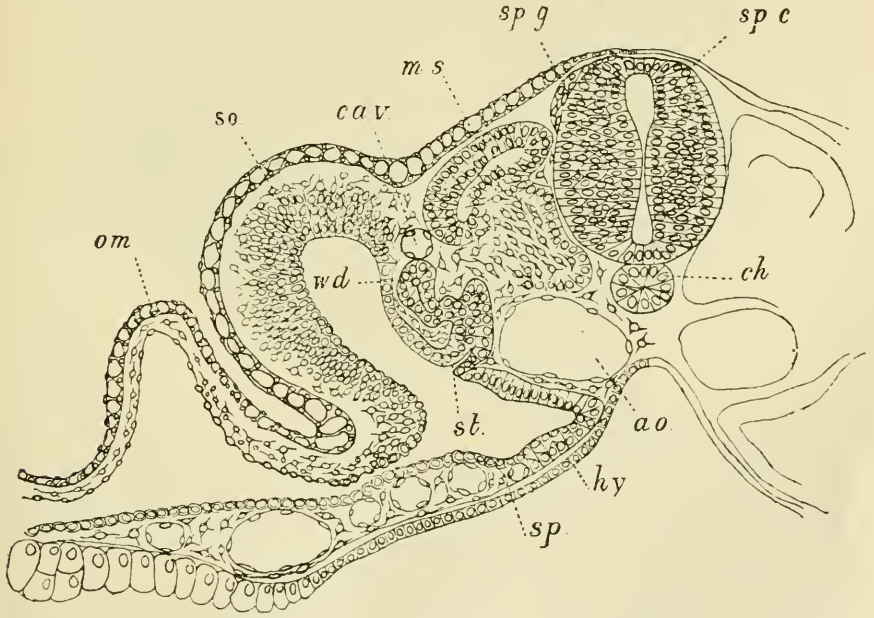


Fig. 142. **Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr 24 Mesoblastsomiten.** Nach Balfour.

Man sieht die 4 ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler, sternförmige Zellen enthaltender Bindesubstanz, in welcher zugleich die Gefässanlagen eingeschlossen sind, von einander getrennt.

om Amnion: *so* Hautfaserblatt; *sp* Darmfaserblatt; *wd* Wolff'scher Gang; *st* Segmentalcanal; *cav* Cardinalvene; *ms* Muskelplatte; *sp.g* Spinalganglion; *sp.c* Rückenmark; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *hy* inneres Keimblatt.

Nach vollendeter Gefäss- und Blutbildung ist der Bezirk des dunklen Fruchthofes, in welchem die eben geschilderten Processe stattgefunden haben, bei allen meroblastischen Eiern, sowie bei den Eiern

der Säugethiere nach aussen scharf abgegrenzt (Fig. 143). Es hört nämlich das dichte Netz der Blutgefässe nach aussen mit einem breiten, einen Kreis beschreibenden, Randsinus (Vena oder Sinus terminalis, *S.T*) plötzlich auf.

Nach aussen von dem Sinus terminalis bildet sich auf dem Dotter kein Blut mehr und kein Blutgefäss. Wohl aber breiten sich hier die beiden primären Keimblätter, und zwar das äussere rascher als das innere, lateralwärts noch weiter über den Dotter aus, bis sie ihn ganz umwachsen haben.

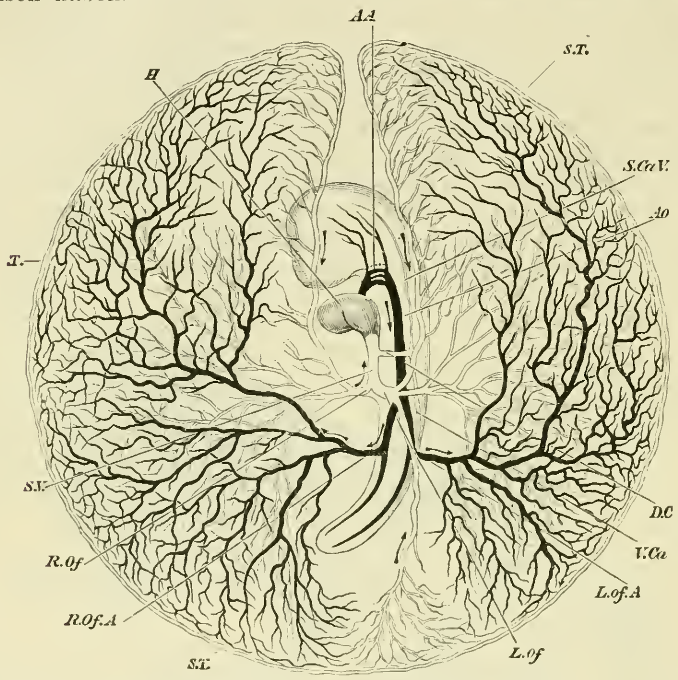


Fig. 143. **Schema des Gefässsystems des Dottersacks am Ende des 3. Brüttages** nach Balfour.

Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Theil des dunklen Fruchthofes, in welchem sich das dichte Gefässnetz gebildet hat, ist nach aussen durch den Sinus terminalis scharf abgegrenzt und stellt den Gefässhof her; nach aussen von ihm liegt der Dotterhof. Die Umgebung des Embryo ist frei von einem Gefässnetz und wird nach wie vor als heller Fruchthof unterschieden.

H Herz; *AA* Aortenbogen; *Ao* Rückenaorta; *L.of.A* linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie; *S.T* Sinus terminalis; *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene; *S.V* Sinus venosus; *D.C* Ductus Cuvieri; *S.Ca.V* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind hell gelassen; die Arterien schwarz schattirt.

Wir müssen daher jetzt am dunkeln Fruchthof (Tafel I, Fig. 2, Seite 218) zwei ringförmige Bezirke unterscheiden, den Gefässhof (*gh*) und den Dotterhof (*dh*), die Area vasculosa und die Area vitellina. Da ausserdem der helle Fruchthof nach wie vor zu erkennen ist, da er nur von wenigen, zum Embryo führenden Hauptgefässstämmen durchsetzt wird, so wird der embryonale Körper im Ganzen von 3 Zonen oder Höfen des ausserembryonalen Theiles der Keimblätter umschlossen.

Wir haben bisher die Blutbildung im dunklen Fruchthof verfolgt. Wie entstehen nun aber die Gefässe im embryonalen Körper selbst? Auch hier ist die Unsicherheit unseres augenblicklichen Wissens hervorzuheben.

Nach der Darstellung von His, welcher auch Kölliker huldigt, und welche ich selbst der Darstellung in den ersten Auflagen des Lehrbuchs zu Grunde gelegt habe, bilden sich im Embryo keine Gefässe selbständig aus, sondern nehmen von den im dunkeln Fruchthof entstandenen ihren Ursprung. Nach His dringt der Blutbindesubstanzkeim, eine ursprünglich periphere Anlage, zuerst vom dunkeln in den hellen Fruchthof und von hier in den embryonalen Körper selbst hinein und breitet sich überall in den Lücken zwischen den epithelialen Grenzblättern und den durch Abschnürung aus ihnen gebildeten Producten aus. In die Lücken wandern zuerst amöboide Zellen hinein, zackige Ausläufer vor sich her treibend; ihnen folgen auf dem Fuss endotheliale Gefässsprosse nach.

Mit der von His entwickelten Lehre stehen beachtenswerthe Untersuchungen der jüngeren Zeit in Widerspruch, sowohl die schon oben erwähnten Angaben über den mehrfachen Ursprung der Bindesubstanzen aus den mittleren Keimblättern, als auch besonders die neueren Beobachtungen über selbständige Entstehung von Gefässen und vom Endothelsäckchen des Herzens im embryonalen Körper selbst. (Rückert, Ziegler, Mayer, Rabl, Kastschenko, Schwinck, Hoffmann u. A.)

Für Selachierembryonen ist, wie Rückert bemerkt, die Frage, ob das Keimlager für die Gefässe des Embryo ausschliesslich auf dem Nahrungsdotter zu suchen sei, mit Bestimmtheit verneinend zu beantworten. Die Gefässe entstehen im Embryo selbst im Bereich des Mesenchyms aus Reihen von Zellen, die theils lockerer, theils dichter zusammenliegen (Rückert, Mayer). Die Zellenketten höhlen sich im Innern aus und wandeln sich dabei zur endothelialen Gefässwand um.

Die gefässbildenden Zellen leitet Rückert aus zwei verschiedenen Quellen her, theils aus dem inneren Keimblatt der Darmwand, theils aus dem angrenzenden Mesoblast, und erscheint ihm ihr doppelter Ursprung insofern als ein natürlicher Entwicklungsprocess, als die beiden Blätter, welche die ersten Gefässe umgrenzen, auch das Material für deren Wandung abgeben.

Aehnlich lauten die Angaben über die Anlage des endothelialen Herzsäckchens. Dasselbe besteht Anfangs aus einem ziemlich unregelmässigen Zellenhaufen, in welchem einzelne Hohlräume auftreten, die nach und nach zu einer einheitlichen Herzhöhle zusammenfliessen. Das Zellenmaterial der Herzanlage entwickelt sich (Rückert, Ziegler, Mayer, Rabl und von älteren Forschern Götte, Balfour, Hoffmann) an Ort und Stelle aus der Wand der angrenzenden Keimblätter, doch herrscht Unsicherheit darüber, ob allein das innere Keimblatt oder das mittlere oder beide zusammen bei der Anlage betheiligt sind, ob das Material zur Anlage durch Auswanderung einzelner Zellen oder durch Abschnürung einer Strecke des inneren Keimblattes gebildet wird. Nach einer Untersuchung von Hoffmann entstehen das endotheliale Herzsäckchen und die Aorta bei den Selachiern dadurch, dass an bestimmten Strecken die Epithelzellen der Urdarmwand sich stark abplatten und die Gestalt von überaus zarten Endothelien annehmen und dass sich darauf diese Strecken von dem Urdarm abschnüren und direct zur endothelialen, innersten Gefässhaut werden.

Die ersten Gefässe wachsen, nachdem sie einmal angelegt sind, selbständig weiter und geben durch eine Art von Sprossung immer neuen Seitenästen den Ursprung.

Man beobachtet, dass von der Wand der bereits ausgehöhlten Gefässe solide, dünne Sprosse ausgehen, die von spindelförmigen Zellen gebildet werden und mit anderen sich durch Queräste zu einem Netzwerk verbinden. Die jüngsten und feinsten dieser Sprosse bestehen nur aus wenigen an einander gereihten Zellen oder selbst nur aus einer einzigen, als Höcker dem Endothelrohr aufsitzenden Zelle, die sich in einen langen Protoplasmafaden auszieht. In die soliden Sprosse erstreckt sich hierauf von den bereits fertig gestellten Gefässen aus eine kleine Aussackung hinein, die sich allmählich verlängert und dabei zu einem Rohr ausweitet, dessen Wand von den aus einander gedrängten Zellen der Anlage hergestellt wird. Eine Bildung von Blutkörperchen findet hierbei nicht mehr statt. Alle Zellen der Sprosse werden für die Gefässwand aufgebraucht. Indem aus den so entstandenen Gefässen wieder neue Sprosse hervorwachsen und so fort, breiten sich die Gefässanlagen überall in den Lücken zwischen den Keimblättern und den aus ihnen durch Abschnürung hervorgegangenen Organen aus.

Ueber die Art und Weise, wie die Sprossenbildung vor sich gehen soll, herrschen übrigens auch noch zwei verschiedene Meinungen. Bilden sich die soliden Gefässsprosse allein durch Wucherung der Wandzellen von Endothelröhren, oder nehmen an ihrer Entstehung benachbarte Bindegewebszellen Theil? Während Rabl an dem Satz festhält, dass neue Gefässendothelien immer nur aus bereits bestehenden ihren Ursprung nehmen, theilen Kölliker, Mayer, Rückert Befunde mit, die zu beweisen scheinen, dass die endothelialen Gefässröhren sowohl von sich aus weiter wuchern, als auch unter Mitbetheiligung von Bindegewebszellen des umhüllenden Gewebes sich verlängern.

Wie es scheint, ändert sich die Beschaffenheit des Blutes bei allen Wirbelthieren im Laufe der Entwicklung. Hierüber, sowie über die Herkunft und Umwandlung der einzelnen Blutelemente besteht eine ausserordentlich umfangreiche Literatur, welche aber an widersprechenden Angaben gleichfalls sehr reich ist. Hier sei nur auf einige Punkte hingewiesen.

Am Anfang finden sich im Blutplasma bei allen Wirbelthieren nur kernhaltige rothe Blutkörperchen. Sie sind, wie es scheint, überall, wo man bisher genauer darauf geachtet hat, in ihrer Form von denen des erwachsenen Thieres wesentlich verschieden, z. B. bei Amphibien, bei Vögeln und bei Säugethieren (Minot, Engel); sie sind sehr viel grösser, kugelförmig, haemoglobinreich, mit einem grossen Kern, der häufig Kernsegmentirung zeigt. Beim Hühnchen kommen sie in den ersten vier Tagen der Bebrütung allein im Blut vor (Metrocyten erster Generation); dann nehmen sie vom fünften Tage an an Zahl allmählich ab, indem Zwischenformen (Metrocyten zweiter Generation) und schliesslich die ovalen, kernhaltigen Blutkörperchen des erwachsenen Thieres an ihre Stelle treten. Am achtzehnten Tage der Bebrütung werden die grossen, kugeligen Elemente nur noch in geringer Zahl neben den normalen Blutkörperchen gefunden



Fig. 144. **Rothe Blutkörperchen eines 18 Tage alten Hühnerembryos**, die grosse und die gewöhnliche Form. Nach Engel.

(Fig. 144). Ab und zu stösst man im Blut auch auf kernlose, haemoglobinhaltige Blutkörperchen, von denen ENGEL annimmt, dass sie aus den Metrocyten entstanden sind, indem der Kern nebst angrenzender Protoplasmahülle sich abgetrennt hat. Sie sind einem allmählichen Untergang verfallen.

In der ersten Zeit fehlen Leukocyten dem embryonalen Blut, treten dann vereinzelt, später, mit der Entwicklung der Lymphdrüsen, reichlicher auf. Ihre erste Herkunft ist noch unbekannt.

Bei den Säugethieren und beim Menschen sind am Anfang der Entwicklung alle rothen Blutkörperchen kernhaltig und werden dann beim Menschen noch während des embryonalen Lebens vom Ende des zweiten Monats an, bei manchen Säugethieren aber erst bald nach der Geburt durch die biconcaven kernlosen Blutscheiben ersetzt. Ueber ihre Entstehung gehen die Ansichten der Forscher weit aus einander.

Die Mehrzahl leitet die kernlosen direct von den kernhaltigen Formen in der Weise ab, dass der Kern nebst der ihn umgebenden protoplasmatischen Hülle die haemoglobinhaltige Rindenschicht sprengt und aus ihr auswandert. Die haemoglobinhaltige Rindenschicht aber modelt sich bei ihrer Fortbewegung im Blutstrom zu einer biconcaven Scheibe um, an welcher die centrale Verdünnung noch die früher vom Kern eingenommene Stelle anzeigt. Andere Forscher wieder (SCHÄFER, S. MINOT, NIKOLAIDES) leugnen einen derartigen genetischen Zusammenhang der kernführenden und der kernlosen, rothen Blutkörperchen. Die letzteren sollen im Protoplasma besonderer vasoformativer Zellen ihre Entstehung nehmen; zuerst sollen sie als kleine haemoglobinführende Körnchen auftreten, dann allmählich zur Grösse der Blutscheiben heranwachsen. Sie werden daher auch als Plasmaproducte vergleichbar den Chlorophyllkörnern der Pflanzenzelle bezeichnet und Plastiden genannt. Nach dieser Auffassung sind die Blutelemente der erwachsenen Säugethiere einerseits, ihrer Embryonen und der übrigen Wirbelthiere anderseits morphologisch und histologisch ganz verschiedenartige Bildungen.

SPULER hat gegen die intracelluläre Entstehung der rothen Blutkörperchen und gegen ihre Deutung als Plastiden manche, wie uns scheint, gerechtfertigte Bedenken erhoben und die Ansicht ausgesprochen, dass die haemoglobinhaltigen Körnchen in den sogenannten vasoformativen Zellen nicht junge Entwicklungsstadien, sondern Zerfallsproducte von rothen Blutkörperchen sind, die im Kreislauf ihre Rolle ausgespielt haben.

Bezüglich vieler anderer Fragen der Blutbildung (Haematogenese, Haematoblasten) muss auf physiologische und histologische Handbücher und auf die einschlägigen Schriften verwiesen werden.

Auf den vorausgegangenen Blättern haben wir im Einzelnen darzustellen versucht, wie sich bei den Wirbelthieren das Material der Furchungszellen in die einzelnen Fundamental- oder Primitivorgane sondert. Als solche müssen wir das äussere und das innere Keimblatt, die beiden mittleren Keimblätter und das Mesenchym oder Zwischenblatt bezeichnen.

Um gleich von vornherein die *Bedeutung und Aufgabe dieser Fundamentalorgane* recht zu würdigen, wollen wir, einen Blick auf das Endresultat des Entwicklungsprocesses werfend, uns die Frage vorlegen, welche Organe und Gewebe aus den einzelnen Keim-

blättern und dem Mesenchym ihren Ursprung nehmen. Eine sichere Beantwortung dieser Frage ist möglich mit Ausnahme weniger Punkte, über welche die Angaben der verschiedenen Forscher noch widersprechende sind, und welche daher mit einem Fragezeichen versehen werden sollen.

Aus dem äusseren Keimblatt gehen hervor: die Epidermis, die epidermoidalen Organe, wie Haare und Nägel, die Epithelzellen der Hautdrüsen, das gesammte centrale Nervensystem mit den Spinalganglien, das periphere Nervensystem (?), das Epithel der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Nase), die Linse des Auges.

Das primäre innere Keimblatt sondert sich:

1) in das secundäre innere Keimblatt oder Darmdrüsenblatt,
2) in die mittleren Keimblätter,
3) in die Chordaanlage,
4) in die Mesenchymkeime, die das Zwischenblatt bilden.

Das Darmdrüsenblatt liefert die epitheliale Auskleidung des gesammten Darmcanals und seiner drüsigen Anhangsgebilde (Lunge, Leber, Pancreas), das Epithel der Harnblase, die Geschmacksknospen.

Die mittleren Keimblätter gehen sehr verschiedenartige Umbildungen ein, nachdem sie sich zuvor in Ursegmente und Seitenplatten gesondert haben.

Von den Ursegmenten stammt die quergestreifte, willkürliche Musculatur des Körpers und ein Theil des Mesenchyms ab.

Aus den Seitenplatten entsteht das Epithel der Pleuroperitonealhöhle; das Epithel von Eierstock und Hoden (Ureier, Samenmutterzellen), überhaupt die epithelialen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege, sowie der Niere und des Harnleiters, endlich Mesenchymgewebe.

Die Chordaanlage wird zur Chorda, die sich bei den höheren Wirbelthieren auf späteren Entwicklungsstadien bis auf geringfügige Reste zurückbildet.

Die Mesenchymkeime, die das Zwischenblatt liefern, erfahren, indem sie sich im Körper zwischen den epithelialen Bestandtheilen als Zwischenmasse überall ausbreiten, sehr mannigfache Differenzirungen. Von ihnen leiten sich ab: die formenreiche Gruppe der Bindesubstanzen (Schleimgewebe, fibrilläres Bindegewebe, Knorpel, Knochen), Gefässe (?) und Blut (?), die lymphoiden Organe, die glatte, nicht willkürliche Musculatur der Gefässe, des Darmes und der verschiedensten anderen Organe.

Geschichte der Parablast- und Mesenchymtheorie.

Die älteren Forscher wie Remak fassten alle Embryonalzellen, welche zwischen die beiden primären Keimblätter eingeschoben sind, unter dem gemeinsamen Namen des mittleren Keimblattes zusammen und nahmen für dasselbe eine einheitliche Entstehung an. Dieser Auffassung trat His im Jahre 1868 in der Entwicklungsgeschichte des Hühnchens mit seiner „Parablasttheorie“ entgegen, in welcher er, hauptsächlich von histogenetischen Gesichtspunkten geleitet, zwei Anlagen verschiedenen Ursprungs unterschied, eine archiblastische und eine parablastische.

Als archiblastische Anlage bezeichnete er den im Embryonalkörper selbst gelegenen Theil des mittleren Keimblattes, den Achsenstrang, die animale und vegetative Muskelplatte, und liess sie durch Abspaltung von

den primären Keimblättern und mithin in letzter Instanz von den embryonalen Furchungszellen abstammen.

Als Parablast benannte er eine periphere, ursprünglich ausserhalb des Embryos gelegene Anlage, welche die Quelle der sämmtlichen Bindesubstanzen, des Blutes und der Gefässendothelien sei und erst im Laufe der Entwicklung von aussen und zwar von dem dunklen Fruchthof her in den Körper zwischen die archiblastischen Gewebe hineinwachse.

Die von His befürwortete und in mehreren Schriften durchgeführte Sonderung des mittleren Keimblattes in einen Archiblast (Hauptkeim) und Parablast (Nebenkeim) fand ihrer Zeit keinen Anklang und stiess namentlich von Seiten Haeckel's auf entschiedene und erfolgreiche Opposition, weil die in der Lehre enthaltenen richtigen Gesichtspunkte durch eigenthümliche Vorstellungen über die Entstehung des Parablasts verdeckt und getrübt wurden. Der Parablast soll überhaupt nicht von der Eizelle, sondern vom weissen Dotter abstammen, einem Bildungsproduct der Granulosazellen, welche nach der älteren Lehre von His massenhaft in das primordiale Ei eindringen und zu den weissen Dotterzellen und den gelben Kugeln werden. Die Granulosazellen aber sollen wieder vom Bindegewebe der Mutter (Leukocyten) entstehen, daher sie denn nach ihrer Einwanderung ins Ei nur wieder Bindegewebe und Blut zu erzeugen im Stande sein sollen.

Zwischen Haupt- und Nebenkeim glaubte His einen fundamentalen Gegensatz annehmen zu müssen; nur der erstere soll, da er sich von Furchungszellen ableitet, den Einfluss der Befruchtung erfahren haben, während der letztere, aus weissem Dotter (einem Abkömmling des mütterlichen Bindegewebes) hervorgegangen, „eine rein mütterliche Mitgift“ sei.

Dem Vorgang von His schloss sich Rauber in einer kurzen Mittheilung an, insofern er auch eine einheitliche Anlage für Blut- und Bindesubstanz, einen besonderen „Haemo-Desmoblast“ annahm, wich dagegen von ihm darin ab, dass er ihn von den Furchungszellen ableitete.

Auch ist hier Götte (1874) zu nennen, der sich das Blut aus Dotterzellen, die in Haufen kleiner Zellen zerfallen (Amphibien und Vögel), entwickeln lässt.

Von anderen Gesichtspunkten ausgehend und durch Beobachtungen an wirbellosen Thieren veranlasst, wurden mein Bruder und ich in unserer Coelomtheorie (1881) zu dem ähnlichen Ergebniss wie His geführt: dass man unter dem Worte mittleres Keimblatt bisher zwei ganz verschiedene Bildungen zusammengefasst habe, und dass es nothwendig sei, an Stelle des alten, unbestimmmten zwei neue, schärfere Begriffe, „mittleres Keimblatt im engeren Sinne“ und Mesenchymkeim“, einzuführen. Im Einzelnen aber gestaltete sich unsere Auffassung trotz vielfacher Berührungspunkte sehr verschieden von der His'schen Lehre.

Alle Anlagen des thierischen Körpers leiten sich von Embryonalzellen ab, die durch den Furchungsprocess aus der Eizelle hervorgegangen sind. Der Gegensatz zwischen mittlerem Keimblatt und Mesenchymkeim ist in einer anderen Richtung zu suchen, als es von His geschehen ist. Die mittleren Keimblätter sind Lagen von epithelial angeordneten Embryonalzellen, die durch einen Faltungsprocess aus dem inneren Keimblatt entstehen, wie dieses durch Faltung aus der Keimblase (vergleiche den geschichtlichen Theil Capitel VII). Der Mesenchymkeim dagegen umfasst Zellen, die aus dem epithelialen Verbande des inneren Keimblattes einzeln ausgeschieden sind und, indem sie sich in dem Lückensystem zwischen den epithelialen Keimblättern aus-

breiten, die Grundlage für Bindesubstanz und Blut abgeben.

Nach dem Erscheinen der Coelomtheorie trat His von Neuem in eine Erörterung seiner Parablasttheorie ein und modificirte sie in seiner Schrift: Die Lehre vom Bindesubstanzkeim, insofern er kein Gewicht mehr darauf legt, ob die Bindesubstanzanlage aus dem gefurchten oder dem ungefurchten Keime abstammt.

Die von His und uns in verschiedener Weise begründete Theorie vom doppelten Ursprung des mittleren Keimblattes fand Widerspruch von Seiten Kölliker's, der an der älteren Auffassung festhielt, wurde aber sonst vielfach angenommen und weiter zu begründen, auch zu modificiren versucht durch Kupffer, Disse, Waldeyer, Kollmann, Heape etc., welche für die Existenz eines besonderen Bindesubstanzkeims eintraten.

Nach den neueren Untersuchungen von Rabl, Ziegler, van Wijhe, Rückert etc. wird das Mesenchym in verschiedenen Bezirken des mittleren Keimblattes angelegt. Die Frage nach der Blutbildung bedarf noch ausgedehnterer Untersuchungen an geeigneten Objecten.

Zusammenfassung.

1) Ausser den 4 Keimblättern, welche epitheliale Lamellen darstellen, entwickeln sich bei den Wirbelthieren noch besondere Keime für die Stützsubstanzen und das Blut, die Mesenchymkeime, die in ihrer Gesammtheit das Zwischenblatt liefern.

2) Die Mesenchymkeime entstehen dadurch, dass Zellen aus dem epithelialen Verbande der Keimblätter ausscheiden und als Wanderzellen in den Spaltraum zwischen den 4 Keimblättern (den Rest der ursprünglichen Furchungshöhle) eindringen und in ihm sich ausbreiten.

3) Keimblätter und Mesenchymkeime (Zwischenblatt) zeigen in der Art ihrer Entstehung einen Gegensatz; erstere entwickeln sich durch Faltungen der Keimblasenwand, letztere durch Auswanderung isolirter Zellen aus bestimmten Bezirken der Keimblätter.

4) Mesenchymkeime entstehen aus der Wand der Ursegmente, aus der Cutisplatte, aus einzelnen Stellen der visceralen und der parietalen Lamelle des mittleren Keimblatts.

5) Blutgefässe entwickeln sich sowohl im embryonalen Körper selbst in einer noch näher festzustellenden Weise, als auch im Bereich des dunkeln Fruchthofs der meroblastischen Eier.

6) Die Herkunft der Zellen, aus denen im dunkeln Fruchthof Gefässe und Blut entstehen, ist zur Zeit eine strittige.

7) Bei der Gefässbildung im dunkeln Fruchthof sind folgende Erscheinungen zu beachten.

a) Die Embryonalzellen des Zwischenblattes ordnen sich
erstens zu einem Netzwerk von Strängen und
zweitens zu den Substanzinseln an.

b) Aus den Zellsträngen entwickelt sich unter Absonderung von Blutflüssigkeit die Endothelwand der primitiven Blutgefässe und ihr zelliger Inhalt, die Blutkörperchen (Blutinseln).

c) Die Substanzinseln werden zu embryonaler Bindesubstanz.

d) Der Ort, an welchem zuerst im dunkeln Fruchthof Blutgefässe und Bindesubstanz entstehen, grenzt sich nach aussen durch ein Ringgefäss, Sinus terminalis, scharf ab.

e) Da nach Entwicklung des Zwischenblattes das äussere und das innere Keimblatt sich über den Dotter weiter nach abwärts ausbreiten, wird der embryonale Körper von 3 Höfen umgeben:
   erstens von dem hellen Fruchthof,
   zweitens von dem durch den Ringsinus begrenzten Gefässhof und
   drittens von dem mit dem Umwachsungsrand aufhörenden Dotterhof.

8) Die rothen Blutkörperchen aller Wirbelthiere besitzen in den frühesten Stadien der Entwicklung das Vermögen, sich durch Theilung zu vermehren. Die rothen Blutkörperchen der Säugethiere haben zu dieser Zeit einen Kern.

9) Die beifolgende Tabelle gibt einen Ueberblick über die embryonalen Fundamentalorgane und ihre weiteren Bildungsproducte:

I. Aeusseres Keimblatt.

Epidermis, Haare, Nägel, Epithel der Hautdrüsen, centrales Nervensystem, peripheres Nervensystem, Epithel der Sinnesorgane, die Linse.

II. Primäres inneres Keimblatt.

1) Darmdrüsenblatt oder secundäres inneres Keimblatt. Epithel des Darmcanals und seiner Drüsen, Epithel der Harnblase.
2) Chordaanlage.
3) Die mittleren Keimblätter.

3a. Ursegmente.

Quergestreifte, willkürliche Musculatur des Körpers. Theile des Mesenchyms.

3b. Seitenplatten.

Epithel der Pleuroperitonealhöhle, die Geschlechtszellen und epithelialen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführwege, Epithel der Niere und der Harnleiter. Theile des Mesenchyms.

3c. Mesenchymkeime.

Gruppe der Bindesubstanzen, Gefässe und Blut, lymphoide Organe, glatte, nicht willkürliche Musculatur.

Literatur.

Afanasieff. *Ueber die Entwicklung der ersten Blutbahnen im Hühnerembryo. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 53. 1866.*

Balfour. *The development of the bloodvessels of the chick. Quarterly Journal of Microscopical Science. 1873.*

Disse. *Die Entstehung des Blutes und der ersten Gefässe im Hühnerei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 16. 1879.*

Gasser. *Der Parablast und der Keimwall der Vogelkeimscheibe. Sitzungsber. d. Naturw. Gesellsch. zu Marburg. 1883.*

Gensch. *Die Blutbildung auf dem Dottersack bei Knochenfischen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. 19. 1881.*

Derselbe. *Das secundäre Entoderm und die Blutbildung beim Ei der Knochenfische. Inaugural-Dissertation Königsberg 1882.*

Hatschek. *Ueber den Schichtenbau von Amphioxus. Anat. Anz. 1888.*

W. His. *Der Keimwall des Hühnereies und die Entstehung der parablastischen Zellen. Zeitschr. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Anat. Abth. 1876.*

Derselbe. *Die Lehre vom Bindesubstanzkeim (Parablast). Rückblick nebst kritischer Besprechung einiger neuerer entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten. Archiv f. Anatom. und Physiol. Anat. Abth. 1882.*

C. K. Hoffmann. *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlage des Herzens und der Gefässe bei Hai-Embryonen. Anat. Anz. 1892. Nr. 9 u. 10.*

Derselbe. *Untersuchungen über den Ursprung des Blutes und der blutbereitenden Organe. Verhandl. d. K. Acad. d. Wetensch. te Amsterdam. Sect. 2. Deel. 3. p. 4.*

Derselbe. *Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefässe bei Selachiern etc. Morphol. Jahrb. 1893.*

Klein. *Das mittlere Keimblatt in seinen Beziehungen zur Entwicklung der ersten Blutgefässe und Blutkörperchen im Hühnerembryo. Wiener Sitzungsberichte. Bd. 63. 1871.*

A. Kölliker. *Ueber die Nichtexistenz eines embryonalen Bindegewebskeims (Parablast). Sitzungsberichte der Phys.-med. Gesellsch. zu Würzburg 1884.*

Derselbe. *Kollmann's Akroblast. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. 41.*

Derselbe. *Die embryonalen Keimblätter und die Gewebe. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Band 40.*

J. Kollmann. *Der Randwulst u. der Ursprung der Stützsubstanz. W. His u. W. Braune. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1884.*

Derselbe. *Ein Nachwort. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1884.*

Derselbe. *Der Mesoblast und die Entwicklung der Gewebe bei Wirbelthieren. Biologisches Centralblatt. Bd. 3. Nr. 24.*

Derselbe. *Gemeinsame Entwicklungsbahnen der Wirbelthiere. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1885.*

Kupffer. *Ueber Laichen und Entwicklung des Ostseeherings. Jahresber. der Comm. für wissensch. Unters. der deutschen Meere. 1878.*

Ray Lankester. *Connective and vasifactive tissues of the Leech. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XX. 1880.*

Milnes Marshall and **Bles.** *The development of the bloodvessels in the frog. Studies from the biolog. Laboratories of the Owens College. Vol. II. 1890.*

Maurer. *Die Entwicklung des Bindegewebes bei Siredon pisciformis und die Herkunft des Bindegewebes im Muskel. Morphol. Jahrb. Bd. 18.*

P. Mayer. *Ueber die Entwicklung des Herzens und der grossen Gefässstämme bei den Selachiern. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. 7.*

Derselbe. *Ueber die ersten Stadien der Gefässe bei den Selachiern. Anat. Anz. 1894. S. 185.*

C. Rabl. *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. 12. 1886.*

Derselbe. *Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. 15. 1889.*

Rauber. *Ueber den Ursprung des Blutes und der Bindesubstanzen. Sitzungsber. der Naturforsch. Gesellsch. zu Leipzig. 1877.*

J. Rückert. *Ueber den Ursprung des Herzendothels. Anat. Anz. II. Jahrg. Nr. 12. 1887.*

Derselbe. *Ueber die Entstehung der endothelialen Anlagen des Herzens und der ersten Gefässstämme bei Selachierembryonen. Biolog. Centralbl. Bd. 8. 1888.*

Schwink. *Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien. Morpholog. Jahrb. Bd. 17. 1891.*

Strahl. *Die Anlage des Gefässsystems in der Keimscheibe von Lacerta agilis. Marburger Sitzungsber. 1883.*

Derselbe. *Die Dottersackwand und der Parablast der Eidechsen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 45. 1887.*

Uskow. *Die Blutgefässkeime und deren Entwicklung bei einem Hühnerei. Mémoires de l'Académie impér. d. sciences de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XXXV.*

Vialleton. *Sur l'origine des germes vasculaires dans l'embryon du poulet. Anatomischer Anzeiger. 1892.*

Waldeyer. *Archiblast und Parablast. Arch. f. mikr. Anat. 1883.*

Wenckebach. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Knochenfische. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 28.*

Ziegler. *Der Ursprung der mesenchymatischen Gewebe bei den Selachiern. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 32. 1888.*

D e r s e l b e. *Die Entstehung des Blutes bei Knochenfischembryonen. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. 30. 1887.*

D e r s e l b e. *Die Entstehung des Blutes der Wirbelthiere. Berichte der Naturforschenden Gesellschaft zu Freiburg. 1889.*

D e r s e l b e. *Ueber die embryonale Anlage des Blutes bei den Wirbelthieren. Verhandl. der deutschen Zool. Gesellsch. 1892.*

C. S. Engel. *Die Blutkörperchen im bebrüteten Hühnerei. Arch. f. mikroskop. Anatom. Bd. 44. 1895.*

G. Hayem. *Du sang et de ses altérations organiques. Paris 1889.*

Kuborn. *Du développement des vaisseaux et du sang dans le foie de l'embryon. Anat. Anz. Bd. V.*

Ch. Sedg. Minot. *Zur Morphologie der Blutkörperchen. Anat. Anz. Bd. V.*

L. Ranvier. *Traité technique d'histologie. Deutsche Uebersetz. 1888.*

Schäfer. *Monthly microsc. Journal. Vol. XI.*

A. Spuler. *Ueber die intracelluläre Entstehung rother Blutkörperchen. Archiv f. mikr. Anat. Bd. 40. 1892.*

ZEHNTES CAPITEL.

Bildung der äusseren Körperform.

Nachdem wir in den vorausgegangenen Capiteln die Fundamentalorgane des Wirbelthierkörpers oder die Keimblätter und ihre ersten wichtigen Sonderungen in Nervenrohr, Chorda, Ursegmente, sowie die Entstehung von Blut und Bindegewebe untersucht haben, wird unsere nächste Aufgabe sein, uns mit der Entwicklung der äusseren Körperformen und, was damit in unmittelbarem Zusammenhang steht, mit der Entwicklung embryonaler Anhangsgebilde bekannt zu machen.

Zwischen niederen und höheren Wirbelthieren herrscht in dieser Beziehung eine ganz ausserordentliche Verschiedenheit. Wenn der Embryo eines Amphioxus die ersten Entwicklungsprocesse durchgemacht hat, so streckt er sich in die Länge, spitzt sich an seinen beiden Enden zu und besitzt schon im Grossen und Ganzen die wurm- oder fischartige Gestalt des erwachsenen Thieres. Je mehr wir aber in der Wirbelthierreihe emporsteigen, um so unähnlicher werden die Embryonen dem ausgebildeten Thiere, wenn sie sich auf dem entsprechenden Ausbildungsstadium des Amphioxusembryo befinden; sie nehmen jetzt sehr sonderbare und fremdartige Gestalten an, indem sie von eigenthümlichen Hüllen umschlossen und mit verschiedenen, später wieder schwindenden Anhängen versehen werden.

In erster Linie lässt sich diese Verschiedenheit auf die mehr oder minder grosse Ansammlung von Nahrungsdotter zurückführen. Die Bedeutung desselben für den werdenden Organismus ist eine zweifache.

In physiologischer Hinsicht ist der Nahrungsdotter eine reiche Kraftquelle, welche es allein ermöglicht, dass sich die embryonalen Processe in ununterbrochener Folge abspielen, bis schliesslich ein schon relativ hoch organisirtes Wesen ein selbständiges Leben beginnt.

In morphologischer Hinsicht dagegen spielt der Dotter die Rolle eines Ballastes, welcher in die directe und freie Entwicklung derjenigen Organe, welche mit seiner Aufnahme und Verarbeitung betraut sind, hemmend und umgestaltend eingreift. Schon gleich am Anfang der Entwicklung konnten wir sehen, wie durch die Anwesenheit des Dotters der Furchungsprocess und die Bildung der Keimblätter verlangsamt, abgeändert und in gewisser Beziehung geradezu gestört werden. Desgleichen werden wir auch wieder im Folgenden zu zeigen haben, wie die normale Gestaltung des Darmcanals und des Leibes in Folge

der Anwesenheit des Dotters nur nach und nach auf Umwegen erzielt werden kann.

In zweiter Linie wird bei den Wirbelthieren die grosse Verschiedenheit, welche uns die Embryonen darbieten, durch das Medium, in welchem sich die Eier entwickeln, hervorgerufen. Eier, welche in das Wasser entleert werden, wie es bei den wasserbewohnenden Wirbelthieren geschieht, entwickeln sich in einer einfacheren und directeren Weise, als Eier, die mit festen Schalen versehen an das Land abgelegt werden, oder als Eier, die in der Gebärmutter bis zur Geburt des Embryos eingeschlossen sind.

In den beiden letzteren Fällen wird der sich bildende Organismus erst auf bedeutenden Umwegen zu seinem Ziele geführt. Neben den bleibenden Organen entwickeln sich gleichzeitig auch solche, welche für das nachembryonale Leben keine Bedeutung haben, welche aber während des Eilebens theils dem zarten und weichen, leicht zu beschädigenden Körper zum Schutz, theils zur Athmung und theils zur Ernährung dienen. Diese werden am Ende des embryonalen Lebens entweder rückgebildet oder bei der Geburt als nutzlose und bedeutungslose Gebilde abgeworfen. Da sie sich aber aus den Keimblättern entwickeln, müssen sie auch füglich als zu dem werdenden Organismus unmittelbar hinzugehörig und als seine Embryonalorgane aufgefasst und in dieser Weise auch bei der Formbeschreibung behandelt werden.

Das umfangreiche Material, welches hier wieder zu bewältigen ist, will ich in zwei Theile gruppirt vorführen.

Im ersten Theil wollen wir untersuchen, wie der Embryo das Hinderniss, welches ihm durch die Anwesenheit des Dotters gesetzt ist, überwindet und eine dem definitiven Zustand entsprechende Form gewinnt.

Im zweiten und zugleich umfangreicheren Theil haben wir uns dann noch mit den embryonalen Hüllbildungen und Anhangsorganen, die verschiedenen Zwecken dienen, eingehender zu beschäftigen.

Die Ansammlung von Dottermaterial greift in den Gang der Entwicklung am wenigsten störend bei den Amphibien ein. Sie stehen daher zwischen dem Amphioxus mit directer Entwicklung und den übrigen Wirbelthieren gleichsam in der Mitte und vermitteln zwischen ihnen einen Uebergang. Der Dotter nimmt bei den Amphibien an dem Furchungsprocess mit Theil; nach Abschluss desselben findet er sich der Hauptmasse nach in den grossen Dotterzellen angehäuft, welche den Boden der Keimblase bilden (Fig. 60); bei der Gastrulation wird er in die Urdarmhöhle mit aufgenommen, welche er fast ganz ausfüllt (Fig. 63); nach Abschnürung der Leibessäcke liegen die grossen Dotterzellen in ähnlicher Weise in der ventralen Wand des eigentlichen Darmes (Fig. 145 *yk*). Hier werden sie theils aufgelöst und zum Wachsthum der übrigen Körpertheile verwandt, theils nehmen sie direct an der Bildung des Epithels der ventralen Darmwand Theil.

In Folge der Anwesenheit des grossen Haufens der Dotterzellen gewinnt der Amphibienembryo zu einer Zeit, wo die Amphioxuslarve schon langgestreckt und fischartig geworden ist, eine unförmliche Beschaffenheit. Der auf dem Gastrulastadium kugelige Körper wird später durch Streckung eiförmig. Darauf beginnen sich an den beiden Polen

Kopf- und Schwanzende als kleine Höcker abzusetzen (Fig. 145 u. 96). Der zwischen ihnen gelegene mittlere oder Rumpftheil wird an seiner dorsalen Partie, in welcher Nervenrohr, Chorda und Ursegmente entwickelt sind, etwas eingekrümmt, so dass Kopf- und Schwanzhöcker durch eine concave Linie verbunden werden. Die ventrale Seite des Rumpfes ist dagegen in hohem Maasse aufgetrieben und bruchsackartig nach unten und seitlich hervorgewölbt, da sie mit Dotterzellen angefüllt ist. Man nennt die Auftreibung daher auch den **Dottersack**.

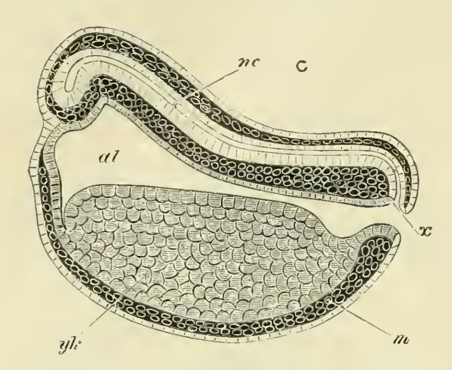


Fig. 145. **Schematischer Längsschnitt durch einen Embryo des Frosches.** (Nach Götte, aus Balfour.) *nc* Nervenrohr; *x* Communication desselben mit Urmund und Darmcanal *al*; *yk* Dotterzellen; *m* mittleres Keimblatt. Der Einfachheit wegen ist das äussere Keimblatt nur als einreihige Zellschicht dargestellt.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung nimmt der Embryo immer mehr eine fischähnliche Gestalt an. Das vordere und namentlich das hintere Ende des Körpers wächst stärker in die Länge; die Mitte des Rumpfes wird dünner, denn der Dottersack wird mit dem Verbrauch des Dottermaterials kleiner und schwindet schliesslich ganz, wobei seine Wandungen in die ventrale Darm- und Bauchwand aufgenommen werden.

Die Störungen im normalen Verlauf der Entwicklung werden in demselben Maasse grösser, als der Dotter an Menge zunimmt, was bei den meroblastischen Eiern der Fische, Reptilien und Vögel der Fall ist. Der Dotter zerfällt nicht mehr in einen Haufen von Dotterzellen, wie bei den Amphibien, er ist am Furchungsprocess nur in einem geringen Maasse betheiligt, insofern Kerne in die dem Keim anliegende Dotterschicht hineingerathen und, von Protoplasma umgeben, sich durch Theilung weiter vermehren. Die Gastrulaform ist bis zur Unkenntlichkeit abgeändert; nur ein kleiner Theil ihrer Rückenfläche besteht aus Zellen, die zu den 2 primären Keimblättern angeordnet sind; die ganze Bauchseite dagegen, an welcher sich bei den Amphibien die Dotterzellen vorfinden, ist ungefurchte Dottermasse.

So erhalten wir den eigenthümlichen Befund, dass sich bei den genannten Wirbelthieren der Embryo, wenn wir den Dotter als nicht zum Körper gehörig betrachten wollen, aus flach ausgebreiteten Blättern, anstatt aus einer Becherform, zu entwickeln scheint (Taf. I, Fig. 1, S. 218). Ferner sehen wir noch mehr, als es schon bei den Amphibien der Fall ist, einen scharfen Gegensatz zwischen Rücken- und Bauchfläche des Eies während der Entwicklung durchgeführt. An ersterer bilden sich zunächst allein alle wichtigen Organanlagen, das Nervensystem, die Chorda, die Ursegmente (Taf. I, Fig. 8), während an der Bauchseite nur wenige und geringfügige Veränderungen zu bemerken sind. Dieselben bestehen hauptsächlich darin, dass die Keimblätter sich ventralwärts weiter ausbreiten, über die Dottermasse herüberwachsen (Taf. I, Fig. 2—5) und um sie herum einen geschlossenen, aus mehreren Schichten bestehenden Sack herstellen. Die Umwachsung des ungetheilten

Dotters durch die Keimblätter vollzieht sich im Ganzen sehr langsam: sie beansprucht um so mehr Zeit, je massenhafter das angesammelte Dottermaterial ist; so wird sie zum Beispiel bei den Vögeln erst auf einer sehr späten Entwicklungsstufe beendet, wo der Embryo schon eine hohe Ausbildung erreicht (Taf. I, Fig. 5).

Man hat bei den meroblastischen Eiern den Theil der Keimblätter, an welchem die ersten Organanlagen (Nervenrohr, Chorda, Ursegmente etc.) auftreten, als embryonalen Bezirk von dem übrigen oder dem ausserembryonalen Bezirk unterschieden. Die Unterscheidung ist eine zweckmässige und nothwendige; die Namen „embryonal und ausserembryonal" aber hätten passendere sein können, da ja selbstverständlicher Weise Alles, was aus der Eizelle hervorgeht, also auch das, was der ausserembryonale Bezirk liefert, zum Embryo hinzugerechnet werden muss.

Die Sonderung in beide Bezirke erhält sich im weiteren Verlauf der Entwicklung und prägt sich noch schärfer aus (Fig. 146). Einzig und allein der embryonale Bezirk bildet dadurch, dass sich die flach ausgebreiteten Blätter zu Röhren zusammenlegen, den langgestreckten, fischähnlichen Körper, welchen ursprünglich alle Wirbelthiere aufweisen; der ausserembryonale Bezirk dagegen wird zu einem mit Dotter gefüllten Sack (*ds*), welcher, wie ein ausserordentlich mächtiger Bruchsack, mit dem unter Umständen verschwindend kleinen Embryo (*Em*) durch einen an seinem Bauch befestigten Stiel (*st*) verbunden ist.

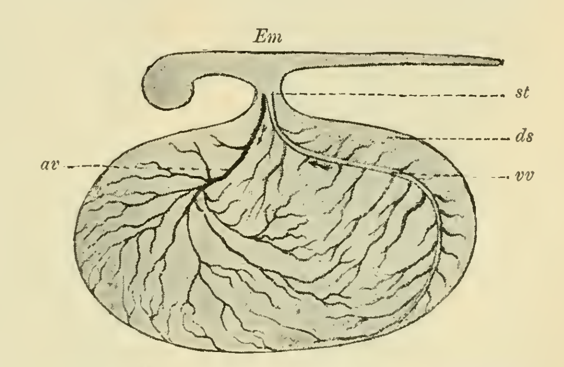


Fig. 146. **Aelterer Embryo eines Haifisches (Pristiurus)**, nach Balfour.
Em Embryo; *ds* Dottersack; *st* Stiel des Dottersacks; *av* Arteria vitellina; *vv* Vena vitellina.

Es ist jetzt unsere Aufgabe, die hier stattfindenden Entwicklungsprocesse im Einzelnen genauer darzulegen: erstens die Umwandlung des flach ausgebreiteten Embryonalbezirks in den fischähnlichen, embryonalen Körper und zweitens die Bildung des Dottersackes.

Bei der Darstellung wollen wir uns hauptsächlich an das Ei des Hühnchens halten, wobei wir aber die Bildung der Eihäute einstweilen ausser Acht lassen wollen.

Der Körper des Hühnchens entwickelt sich dadurch, dass sich die flach ausgebreiteten Blätter einfalten, und dass sich die so entstehenden, röhrenförmigen Gebilde vom hellen Fruchthof abschnüren. Der Beginn des Faltungsprocesses macht sich bei Betrachtung der Keimscheibe von der Fläche durch einzelne Furchen, die Grenzrinnen von His, bemerkbar. Dieselben treten früher im vorderen als im hinteren Bereich der Embryonalanlage auf, entsprechend dem schon früher erörterten Gesetz, nach welchem das vordere Körperende dem hinteren in der Entwicklung vorauseilt.

Zuerst umgrenzt sich der Theil der Embryonalanlage, welcher zum Kopf zu werden bestimmt ist, durch eine halbmondförmige Rinne (Fig. 147). Dieselbe ist beim Hühnchen schon am ersten Tage der Bebrütung angedeutet, zur Zeit, wo die erste Anlage des Nervensystems sichtbar wird, und liegt unmittelbar vor der Umbiegung der Medullarwülste. Ihre Concavität ist nach hinten gerichtet.

Auf einem späteren Stadium ist der embryonale Körper auch seitwärts abgegrenzt. Bei dem in Figur 148 von der Fläche gesehenen Embryo, bei welchem das Nervenrohr schon zum Theil geschlossen und in drei Hirnblasen gegliedert ist, und bei welchem 6 Paar Ursegmente

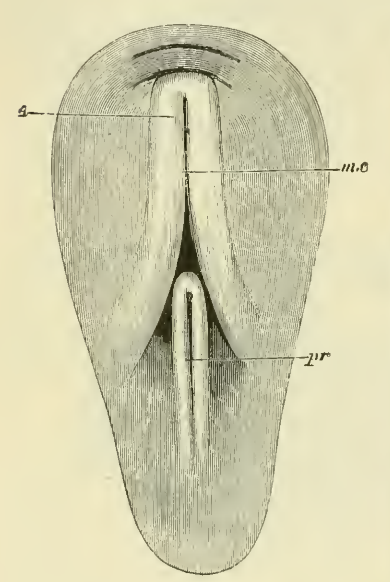


Fig. 147.

Fig. 147. **Oberflächenansicht des hellen Fruchthofes einer Keimhaut nach 18 Stunden,** nach Balfour.

Vor der Primitivrinne (*pr*) liegt die Medullarfurche (*mc*) mit den Medullarwülsten (*A*). Diese gehen hinten aus einander und verstreichen beiderseits vor der Primitivrinne; vorn dagegen hängen sie zusammen und bilden einen Bogen hinter einer krummen Linie, welche die vordere Grenzrinne darstellt. Die zweite, vor der ersten gelegene und concentrisch mit ihr verlaufende, gebogene Linie ist die Anlage der Amnionfalte.

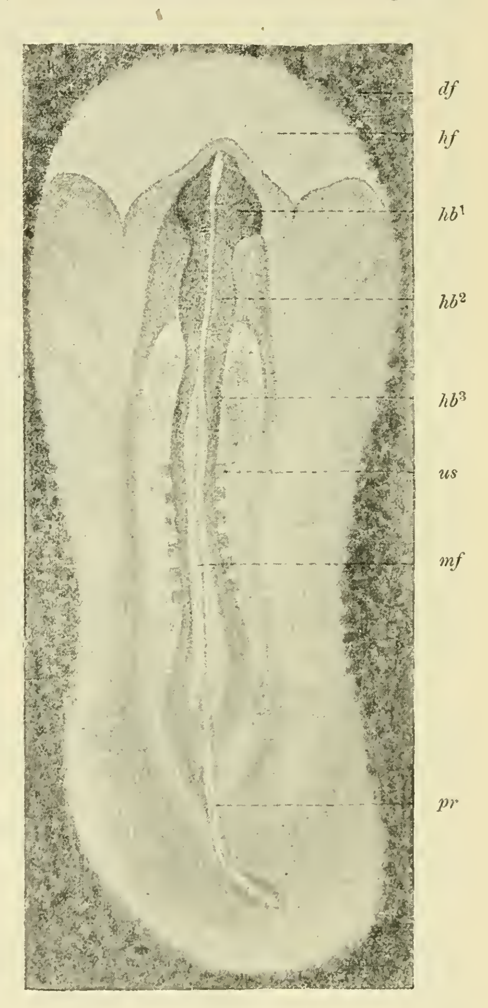


Fig. 148.

Fig. 148 **Keimhaut des Hühnchens, 33 Stunden bebrütet.** Nach M. Duval. Man sieht den hellen Fruchthof *hf* von einem Stück des dunklen Fruchthofes *df* umgeben. Die Anlage des Nervensystems ist vorn geschlossen und in 3 Hirnblasen hb^1, hb^2, hb^3 gegliedert: nach hinten ist die Medullarfurche *mf* noch offen. Zu beiden Seiten derselben liegen 6 Ursegmente *us*. Das hintere Ende der Embryonalanlage wird vom Primitivstreifen mit der Primitivrinne *pr* eingenommen.

angelegt sind, nimmt man in einiger Entfernung von diesen zwei dunklere Streifen wahr, die beiden seitlichen Grenzrinnen. Sie verlieren von vorn nach hinten an Deutlichkeit und verstreichen ganz am Ende der Primitivrinne.

Zuletzt markirt sich auch das Schwanzende des Embryo durch die hintere Grenzrinne, welche wie die vordere halbmondförmig, aber mit ihrer Concavität nach dem Kopf zu gerichtet ist.

Auf diese Weise ist ein kleiner Theil der Keimblätter, der allein für die Bildung des bleibenden Körpers beansprucht wird, durch einen rings geschlossenen Grenzgraben vom ausserembryonalen, viel umfangreicheren Bezirk getrennt, der zur Bildung vergänglicher Organe, wie des Dottersacks und der Eihäute, dient.

Die Grenzrinnen sind dadurch entstanden, dass sich das äussere Keimblatt und das parietale Mittelblatt, welche man zusammen auch als Rumpfplatte (Somatopleura) bezeichnet, eingefaltet haben, und zwar so, dass die Firste der ursprünglich kleinen Falte nach abwärts gegen den Dotter zu gerichtet ist (Taf. I, Fig. 8 *sf*). Der von den beiden Faltenblättern eingeschlossene Hohlraum ist die Grenzrinne (*gr*). Wie wir nun an letzterer mehrere Abschnitte unterschieden haben, die sich zu verschiedenen Zeiten nach einander entwickeln, so werden wir ein Gleiches auch mit den ihnen entsprechenden Falten thun müssen, und sprechen wir von einer Kopf-, einer Schwanzfalte und den zwei Seitenfalten.

Zuerst tritt, schon am ersten und deutlicher am zweiten Tage der Bebrütung, die Kopffalte auf. Durch sie wird das Kopfende der Embryonalanlage gebildet und vom ausserembryonalen Theil der Keimblätter gesondert. Im Moment ihrer Entstehung ist sie direct nach abwärts gegen den Dotter gewandt; je mehr sie sich aber vergrössert, wodurch die vordere Grenzrinne zu einer Grube vertieft wird, um so mehr wendet sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts.

Zur Veranschaulichung des Faltungsprocesses mögen zwei schematische Längsschnitte dienen, von denen der eine in Figur 149, der andere auf Taf. I, Fig. 11 dargestellt ist.

In Figur 149 ist durch Bildung der Falte *F.So* ein kleiner, über die sonst glatt ausgebreiteten Keimblätter hervorstehender Höcker ent-

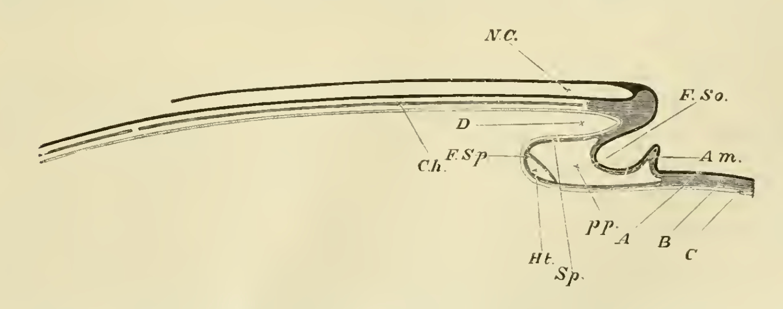


Fig. 149. **Schematischer Längsschnitt durch die Achse eines Vogelembryo**, nach Balfour.

Der Schnitt stellt den Zustand dar, wo die Kopffalte bereits angelegt ist, die Schwanzfalte aber noch fehlt.

F.So Kopffalte der Rumpfplatte; *F.Sp* Kopffalte der Darmplatte, bei *Sp* die untere Wand des Vorderdarms bildend; *D* Kopfdarmhöhle; *pp* Leibeshöhle; *Am* Anlage der vorderen Amnionfalte; *N.C* Nervenrohr; *Ch* Chorda; *A* äusseres, *B* mittleres, *C* inneres Keimblatt, überall durch verschiedene Schattirung ausgezeichnet; *Ht* Herz.

standen, der das vorderste Ende des Nervenrohres (*NC*) und des gleichzeitig in Bildung begriffenen Darmrohrs (*D*) einschliesst. Das obere Blatt der Falte liefert dadurch, dass es sich nach rückwärts wendet, die ventrale Wand des Kopfhöckers, das untere Blatt stellt den Boden der Grenzrinne her.

In der zweiten Figur, in welcher ein schematischer Längsschnitt durch eine ältere Embryonalanlage abgebildet ist, hat sich die Kopffalte (*kf'*) noch weiter nach rückwärts vergrössert. Hierdurch ist der Kopf länger geworden, indem seine untere Fläche einen Zuwachs in Folge des fortschreitenden Faltungsprocesses empfangen hat.

Wer sich den Vorgang, der für das Verständniss der thierischen Formbildung überaus wichtig ist, noch klarer und verständlicher machen will, thue dies mit Hülfe eines leicht herzustellenden Modells. Er breite über den Rücken seiner auf einem Tisch ausgestreckten linken Hand ein Tuch, welches die Keimhaut darstellen soll, flach aus, dann falte er mit der rechten Hand das Tuch ein, indem er es um die Spitzen der linken Finger ein wenig nach unten herumschlägt. Die künstlich gebildete Falte entspricht der oben beschriebenen Kopffalte. Die Fingerspitzen, welche durch den Umschlag des Tuches eine untere Bedeckung empfangen haben und nach aussen über das sonst glatt ausgebreitete Tuch hervorstehen, sind dem Kopfhöcker zu vergleichen. Ferner können wir uns das Rückwärtswachsen der Kopffalte dadurch veranschaulichen, dass wir das Tuch noch weiter über die untere Fläche der Finger nach der Handwurzel zu einstülpen.

In derselben Weise wie das vordere entwickelt sich das hintere Ende des Embryo, nur einige Zeit später (man vergleiche Fig. 11 auf Taf. I). Es legt sich die Schwanzfalte, der hinteren Grenzrinne (*gr*) entsprechend, an und wendet sich mit ihrer Firste nach vorn, so dass sie der Kopffalte entgegenwächst.

Wo bei der Flächenbetrachtung der Keimhaut die seitlichen Grenzrinnen zu sehen sind (Fig. 148), nimmt man auf Querschnitten die Seitenfalten wahr (Taf. I, Fig. 8 *sf*). Sie wachsen Anfangs direct von oben nach abwärts, wodurch die Seitenwand des Rumpfes zu Stande kommt. Später legen sie sich mit ihren Rändern etwas nach der Medianebene um (Taf. I, Fig. 9 *sf*), rücken dadurch auf einander zu und schliessen sich auf diese Weise nach und nach zu einer Röhre (Taf. I, Fig. 10). Durch ihren Umschlag erhält der Rumpf seine ventrale Wand.

Um Missverständnisse zu vermeiden, sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass Kopf-, Schwanz- und Seitenfalten nur am Anfang ihrer Entstehung etwas von einander gesondert sind, dass sie aber, wenn sie sich deutlicher ausprägen, alle in einander übergehen und so nur Theile einer einzigen Falte sind, welche die Embryonalanlage ringsum einschliesst. Indem ihre einzelnen Theile sich vergrössern, wachsen sie mit ihren Umschlagsrändern von vorn und hinten, von links und rechts einander entgegen und nähern sich schliesslich in einem kleinen Bezirk, welcher etwa der Mitte der embryonalen Bauchfläche entspricht und an dem Querschnittsbild durch diese Gegend (Taf. I, Fig. 10) durch eine ringförmige Linie (*hn*) bezeichnet ist. Es kommt so ein kleiner wurmartiger Körper zu Stande (Taf. I, Fig. 3), welcher dem ausserembryonalen Bezirk der Keimhaut von oben aufliegt und mit ihm durch einen hohlen Stiel (*hn*) verbunden ist. Der Stiel bezeichnet die Stelle, an welcher die von allen Seiten auf einander zu wachsenden

Faltenränder zusammengetroffen sind, aber eine vollständige Abschnürung des embryonalen Bezirks vom ausserembryonalen unterblieben ist.

Auch diese Verhältnisse können wir uns veranschaulichen, wenn wir in dem oben besprochenen Modell das um die Fingerspitzen herumgeschlagene Tuch auch noch um die Seitenränder der Hand und um die Handwurzel herumfalten und die so künstlich hervorgerufene Ringfalte bis zur Mitte des Handtellers vorschieben. Dann stellt das Tuch rings um die Hand eine röhrenförmige Scheide dar, die an einer Stelle durch einen Verbindungsstrang mit dem glatt ausgebreiteten Reste des Tuches zusammenhängt.

Ein ähnlicher Vorgang, wie der äusserlich sichtbare, eben beschriebene Faltungsprocess, durch welchen die Seiten- und die Bauchwand des Körpers aus der blattförmigen Anlage gebildet wird, spielt sich gleichzeitig im Innern des Embryo an der Darmplatte ab. An ihr entwickeln sich, wie an der Rumpfplatte, eine vordere, eine hintere und zwei seitliche Darmfalten.

Zuerst faltet sich zur Zeit, wo der Kopf sich sondert (Fig. 149), auch die diesem Abschnitt entsprechende Darmplatte (*F.Sp*) zu einer Röhre, der sogenannten Kopfdarmhöhle (*D*), zusammen.

Derselbe Vorgang wiederholt sich am dritten Tage der Bebrütung am hinteren Ende der Embryonalanlage, an welchem der Schwanztheil (Taf. I, Fig. 11) sichtbar wird und durch Einfaltung der Darmplatte die Beckendarmhöhle angelegt wird.

Beide Darmtheile sind ursprünglich nach aussen oder nach der Körperoberfläche zu blind geschlossen. Am Kopf fehlt noch eine Mundöffnung, am hinteren Leibesende ein After. Wenn man dagegen den Fruchthof mit dem in Ausbildung begriffenen Embryo vom Dotter abhebt und von der unteren Seite her betrachtet, so zeigen der vordere und der hintere Abschnitt des Darmcanals eine Oeffnung (Taf. I, Fig. 11 *vdpf* und *hdpf*), durch welche man von der Dotterseite her in die nach aussen abgeschlossenen Höhlen hineinsehen kann. Die eine Oeffnung wird als die vordere, die andere als die hintere Darmpforte oder der hintere Darmeingang bezeichnet.

Zwischen beiden Pforten bleibt noch längere Zeit der mittlere Abschnitt des Darmcanals als blattförmige Anlage bestehen. Indem sich diese dann etwas nach abwärts einbiegt (Taf. I, Fig. 9 und Fig. 2), entsteht unter der Chorda dorsalis eine Darmrinne (*dr*), die zwischen Kopf- und Beckendarmhöhle liegt. Durch stärkeres Hervortreten der seitlichen Darmfalten (*df*) wird die Rinne immer tiefer und wird endlich dadurch, dass die Faltenränder sich von vorn, von hinten und von beiden Seiten nähern, in derselben Weise wie die Rumpfwand zum Rohr geschlossen.

Nur an einer kleinen Stelle, welche in Taf. I, Fig. 3 und 10 durch die ringförmige Linie *dn* bezeichnet ist, wird der Faltungs- und Abschnürungsprocess nicht zu Ende geführt; es bleibt hier das Darmrohr wieder mit dem ausserembryonalen Theil der Darmplatte, welcher den Dotter einschliesst, durch einen hohlen Stiel in Verbindung.

Der Theil der Keimblätter, welcher zur Herstellung des Embryo nicht benutzt wird, liefert bei den Reptilien und Vögeln den Dottersack und einige Eihüllen, auf deren Entwicklung ich im nächsten Capitel zu sprechen komme.

Einfacher gestaltet sich das Schicksal des ausserembryonalen Bezirks der Keimhaut bei den Fischen, da aus ihm nur ein Sack zur Aufnahme des Dotters hervorgeht.

Die Figur 150 zeigt uns den Embryo (*Em*) eines Selachiers, der durch Einfaltung eines kleinen Bezirks der Keimblätter in der für das Hühnchen beschriebenen Weise entstanden ist. Der ganze übrige Theil des Eies ist ein grosser Dottersack (*ds*) geworden, der mit der Mitte des Bauches durch einen längeren Stiel verbunden ist.

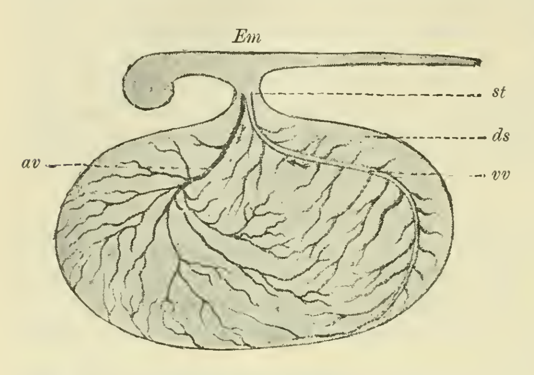


Fig. 146. **Aelterer Embryo eines Haifisches (Pristiurus)**, nach Balfour.

Em Embryo; *ds* Dottersack; *st* Stiel des Dottersacks; *av* Arteria vitellina; *vv* Vena vitellina.

Von hier zeigen uns die Teleostier (Taf. I, Fig. 6) Uebergänge zu einem Zustande, in welchem der Dottersack wie bei den Amphibien sich vom Mitteldarm nicht durch einen Stiel absetzt, sondern nur eine weite Ausbuchtung desselben und der Bauchwand darstellt.

Sehen wir uns den Bau des Dottersacks jetzt noch genauer an. Wie schon oben bemerkt, breiten sich alle vier Keimblätter nach einander um die ungetheilte Dottermasse der meroblastischen Eier aus (Taf. I, Fig. 6 und 7). Wie nun im embryonalen Körper die beiden mittleren Keimblätter auseinanderweichen und die Leibeshöhle zwischen sich hervortreten lassen, so geschieht es später auch im ausserembryonalen Bezirk. Im Bereich des mittleren Keimblattes bildet sich ringsum ein enger Spaltraum aus, für welchen der Name „ausserembryonale Leibeshöhle" oder Keimblasencoelom (Höhle des Blastoderms Kölliker) am besten passen würde; er trennt die Umhüllung des Dotters in 2 Platten, von welchen die innere die unmittelbare Fortsetzung des Darmrohres, die äussere dagegen die Fortsetzung der Rumpfwand ist. Genau genommen haben wir daher um den Dotter eine doppelte Sackbildung vor uns, die wir als Darmdottersack und Hautdottersack unterscheiden können. Der Darmdottersack ist nichts anderes als eine bruchsackartige Ausstülpung des Darmrohrs und setzt sich wie dieses aus 3 Schichten zusammen:

1) aus dem Darmdrüsenblatt (*ik*), welches den Dotter einschliesst,

2) aus dem visceralen Mittelblatt oder dem Pleuroperitonealepithel (mk^2) und

3) aus dem Zwischenblatt, in welchem sich die Dottergefässe entwickelt haben, welche mit Eintritt der Blutcirculation das flüssig gewordene Nährmaterial aus dem Dottersack zu den Stellen des embryonalen Wachsthums fortzuleiten haben.

Der Hautdottersack ist als Fortsetzung der Rumpfwand ebenfalls aus 3 Schichten gebildet, aus der Epidermis (*ak*), aus dem parietalen Mittelblatt (mk^1) und aus der bindegewebigen Zwischensubstanz.

Es wurde schon erwähnt, dass die Abschnürung des Dottersacks vom embryonalen Körper eine sehr verschiedenartige sein und so weit gehen kann, dass der Zusammenhang zwischen beiden nur noch durch einen dünnen Stiel unterhalten wird. Eine genauere Untersuchung zeigt im letzteren Fall den Stiel wieder aus 2 engen, in einander gesteckten

Röhren zusammengesetzt (Taf. I, Fig. 7), von denen die äussere den Hautdottersack (*hs*) mit der Bauchwand und die innere den Darmdottersack mit dem Darmrohr verbindet. Die erstere nennt man den Hautstiel, die letztere den Darmstiel (*dn*) oder Dottergang, Ductus vitello-intestinalis. Die Ansatzstelle des Hautstieles in der Mitte der embryonalen Bauchfläche heisst der Hautnabel (*hn*); die entsprechende Ansatzstelle des Darmstiels am Darm der Darmnabel (*dn*). Zwischen beiden ist die embryonale Leibeshöhle geöffnet und setzt sich in den Spaltraum zwischen Haut- und Darmdottersack fort, in die „ausserembryonale Leibeshöhle" oder das Keimblasencoelom (lh^2).

Schliesslich hat der Dottersack bei den Fischen dasselbe Schicksal wie bei den Amphibien. Er wird selbst in dem extremen Fall wie bei den Selachiern noch zur Bildung der Darm- und Leibeswand benutzt. Er schrumpft, je mehr sein Inhalt verflüssigt und aufgesaugt wird. Der Darmdottersack wird dann, wenn er ganz klein geworden ist, in die Leibeshöhle eingezogen und dient endlich zum Verschluss des Darmnabels, ebenso wie der Hautdottersack bei seinem Schwund den Hautnabel zuschliesst. Es kommt bei den niederen Wirbelthieren noch nicht zu einer Abstossung embryonaler Theile. Was bei Reptilien und Vögeln mit dem Dottersack geschieht, wird das nächste Capitel lehren.

Zusammenfassung.

1) Bei Wirbelthieren, deren Eier wenig Dotter enthalten, nimmt der Embryo nach Ausbildung der Keimblätter eine gestreckte, fischähnliche Gestalt an.

2) In dotterreichen Eiern liefert nur ein kleiner Bezirk der Keimblätter (die Embryonalanlage) den Wirbelthierkörper; der weitaus grössere ausserembryonale Bezirk wird zur Bildung eines Dottersacks und zur Bildung von Eihüllen (letzteres nur bei Reptilien und Vögeln) verwandt.

3) Die einzelnen Blätter der Embryonalanlage schnüren sich vom ausserembryonalen Bezirk ab und falten sich hierbei zu Röhren ein, die Rumpfplatte zur röhrenförmigen Rumpfwand, die Darmplatte zum Darmrohr (Kopffalte, Schwanzfalte, Seitenfalten, Darmrinne, Darmfalte).

4) Mit den beiden Röhren bleibt der ausserembryonale Bezirk der Keimblätter durch stielartige Verbindungen in Zusammenhang.

5) Bei Fischen entsteht aus dem ausserembryonalen Bezirk der Keimblätter der Dottersack. Er ist aus zwei durch eine Fortsetzung der embryonalen Leibeshöhle getrennten Säcken, dem Darm- und dem Hautdottersack, zusammengesetzt.

6) Die Stelle, an welcher sich der Hautdottersack mit einer stielartigen Verlängerung an die embryonale Bauchwand ansetzt, heisst der Hautnabel, die entsprechende Ansatzstelle des Darmdottersacks in der Mitte des Darmrohrs der Darmnabel.

7) Bei Fischen wird der Dottersack nach Resorption des Dottermaterials unter Schrumpfungserscheinungen zum Verschluss des Darm- und des Hautnabels aufgebraucht.

8) Bei Reptilien und Vögeln liefert der ausserembryonale Bezirk, abgesehen vom Dottersack, noch mehrere die Entwicklung complicirende Eihüllen.

ELFTES CAPITEL.

Die Eihüllen der Reptilien und Vögel.

Bei allen Thieren, welche ihre Eier nicht in das Wasser ablegen, bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren, wird der Entwicklungsgang ausserordentlich complicirt durch das Auftreten besonderer Eihüllen. Es gesellen sich bei ihnen zum Dottersack, in dessen Besitz sie mit den Amphibien und Fischen übereinstimmen, noch drei weitere embryonale Anhangsgebilde hinzu, das Schafhäutchen oder Amnion, die seröse Hülle und der Harnsack oder die Allantois. Amnion und seröse Hülle sind ihrem Ursprung nach auf den ausserembryonalen Bezirk der Keimblätter, und zwar auf den Theil zurückzuführen, welcher bei den Fischen zum Hautdottersack verwandt wird. Sie entstehen aus Falten, die um den noch kleinen Embryo herum wachsen und die doppelte Umhüllung für ihn liefern.

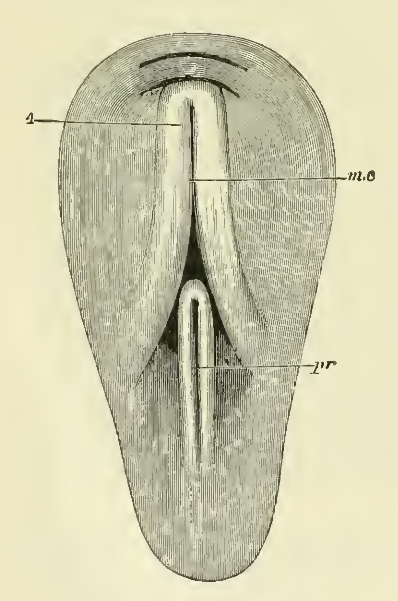


Fig. 151. **Oberflächenansicht des hellen Fruchthofs einer Keimhaut des Hühnchens von 18 Stunden,** nach BALFOUR.

Vor der Primitivrinne *pr* liegt die Medullarfurche, umgrenzt von den Medullarwülsten. Dicht vor diesen sieht man eine krumme Linie, die Kopffalte, und vor ihr eine zweite, concentrisch mit ihr verlaufende, gebogene Linie, die vordere Amnionfalte.

Der Harnsack dagegen entwickelt sich als eine blasenartige Ausstülpung des Entoderms. Alle 3 Hüllen werden zum Theil schon sehr früh angelegt, zur Zeit, wo sich der embryonale Körper durch das Einfalten der Blätter in Röhren umwandelt und sich dabei vom Dottersack abschnürt.

Die Eihüllen sind bei Reptilien und Vögeln, die nahezu übereinstimmende Verhältnisse aufweisen, noch einfacher beschaffen, als bei den Säugethieren. Sie sollen daher zuerst besprochen werden, und soll hierbei besonders wieder das Hühnchen unserer Darstellung zur Grundlage dienen.

1. Das Amnion, seröse Hülle und Dottersack.

Das Amnion ist eine Bildung, deren Auftreten sich ausserordentlich früh beim Hühnchen bemerkbar macht. Zur Zeit, wo man am vorderen Ende der Embryonalanlage (Fig. 152) die halbkreisförmige Kopffalte wahrnimmt, durch deren Wachsthum der Kopf des Embryo sich sondert, ist auch bereits in geringer Entfernung vor ihr eine zweite parallel verlaufende Falte vorhanden. Es ist die vordere Amnionfalte, ein Product des ausserembryonalen Theiles des Hornblattes und des mit ihm vereinigten parietalen Mittelblattes.

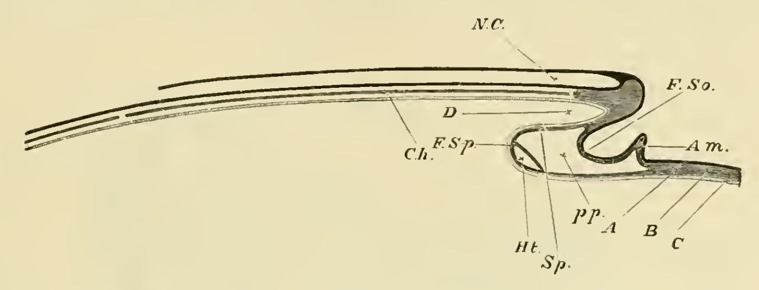


Fig. 152. **Schematischer Längsschnitt durch die Achse eines Vogelembryo**, nach Balfour.

Der Schnitt stellt den Zustand dar, wo die Kopffalte bereits angelegt ist, die Schwanzfalte aber noch fehlt.

F.So Kopffalte der Rumpfplatte; *F.Sp* Kopffalte der Darmplatte, bei *Sp* die untere Wand des Vorderdarms bildend. Die übrigen Bezeichnungen siehe Fig. 149, Seite 207.

Die Richtung der beiden nahe bei einander gelegenen Einfaltungen ist eine entgegengesetzte (Fig. 152). Während die Kopffalte (*F.So*) mit ihrem Umschlagsrand nach dem Dotter vordringt, erhebt sich, durch die Grenzrinne von ihr getrennt, die vordere Amnionfalte (*Am*) nach aussen über das Niveau der Keimhaut. In der Zeit, wo der Kopf gebildet wird, vergrössert sie sich ziemlich rasch (Taf. I, Fig. 11 *vaf*) und wächst, indem sie sich mit ihrer Firste nach rückwärts umlegt, capuzenartig über den Kopf herüber. Schon am Ende des zweiten Brüttages

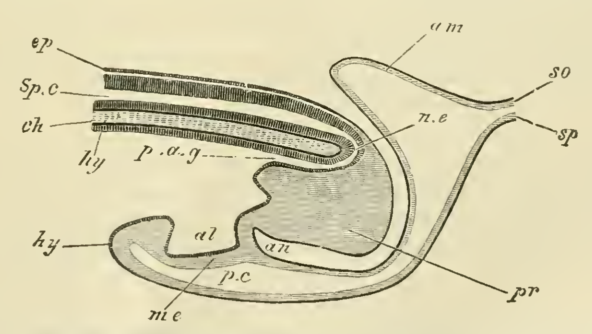


Fig. 153. **Schematischer Längsdurchschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryo zur Zeit der Bildung der Allantois**, nach Balfour.

ep äusseres, *hy* inneres, *me* mittleres Keimblatt; *ch* Chorda; *Sp.c* Nervenrohr; *n.e* Canalis neurentericus; *p.a.g* postanaler Darm; *pr* letzter Rest des Primitivstreifs, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist; *al* Allantois; *an* die Stelle, wo der After entstehen wird; *p.c* Leibeshöhle; *am* Amnion; *so* Rumpfplatte; *sp* Darmplatte.

bedeckt sie seinen vordersten Theil wie ein dünner, durchsichtiger Schleier und wird daher als Kopfscheide bezeichnet.

In ähnlicher Weise, aber auf einem etwas späteren Stadium, entwickeln sich am Schwanzende und zu beiden Seiten des Embryo die hintere und die seitlichen Amnionfalten. Die hintere Falte ist zur Zeit, wo der Kopf schon von dem schleierartigen Häutchen überzogen ist, noch sehr unscheinbar (Taf. I, Fig. 11 *haf*), sie vergrössert sich langsam und legt sich hierbei über das hintere Körperende als Schwanzscheide herüber (Fig. 153 *am*).

Die seitlichen Amnionfalten erheben sich nach aussen von den seitlichen Grenzrinnen (Fig. 154 *om*) in entgegengesetzter Richtung als die Seitenfalten, durch deren Umschlag die Seiten- und Bauchwand

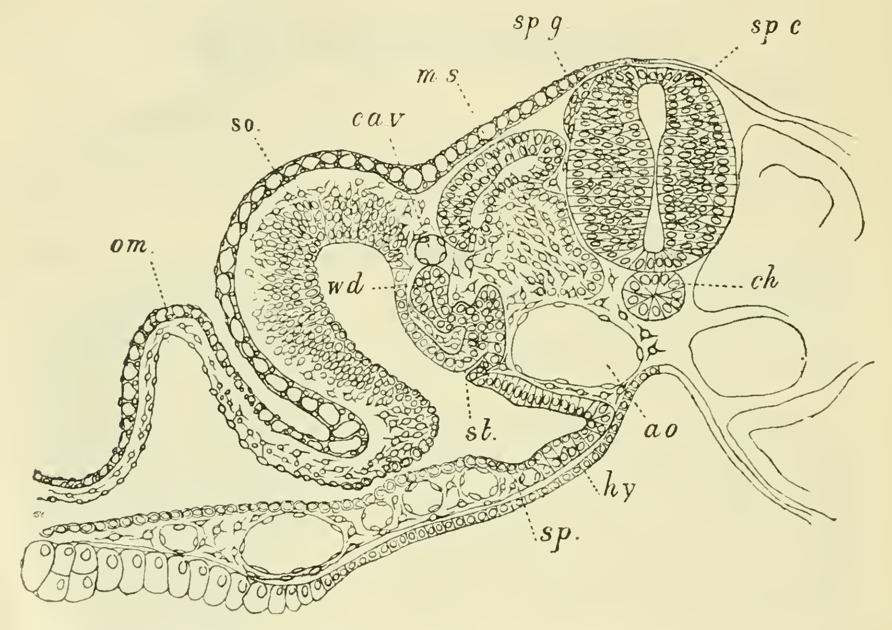


Fig. 154. **Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr 24 Ursegmenten**, nach Balfour.

om Amnion; *so* Rumpfplatte; *sp* Darmplatte; *wd* Wolff'scher Gang; *st* Segmentalcanal; *ca.v* Cardinalvene; *ms* Muskelplatte; *sp.g* Spinalganglion; *sp.c* Rückenmark; *ch* Chorda, *ao* Aorta; *hy* Darmdrüsenblatt.

des Embryo ihren Ursprung nimmt. Sie entfernen sich dadurch mit ihrer Firste mehr und mehr von der Darmplatte (*sp*), die auf dem Dotter flach ausgebreitet liegen bleibt. Hierdurch nimmt der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle oder das Keimblasencoelom in der Umgebung des Embryo an Ausdehnung zu. Wenn die seitlichen Amnionfalten bis zur Rückenfläche des Embryo emporgewachsen sind (Taf. I, Fig. 9 *saf*), beginnen sie sich mit ihren Rändern medianwärts umzuschlagen und um den Rumpf die sogenannten Seitenscheiden zu bilden.

Da die mit besonderen Namen belegten Falten des Amnion, wenn sie sich in voller Entwicklung befinden, in einander übergehen und nur Abschnitte einer einheitlichen Ringfalte sind, wird schliesslich der

Embryo ringsum wie von einem hohen Wall umschlossen. Bei weiterer Vergrösserung neigen dann die Amnionscheiden von vorn und hinten, von links und rechts über dem Rücken des Embryo zusammen (Taf. I, Fig. 2, 3 und 10 *af*, *vaf*, *haf*), treffen sich mit ihren Rändern in der Medianebene und verwachsen dort unter einander längs einer Linie, der Amnionnaht, die sich von vorn nach rückwärts schliesst (Taf. I, Fig. 10). Nur an einer kleinen Stelle, nahe dem Schwanzende, unterbleibt längere Zeit der Verschluss und erhält sich eine kleine Oeffnung.

Die Verwachsung der Amnionfalten erfolgt genau in derselben Weise, wie die auf Seite 91 beschriebene Verwachsung der Medullarfalten. Jede Falte (Taf. I, Fig. 3 und Fig. 10) besteht aus zwei Blättern, einem inneren und einem äusseren, die am Umschlagsrand in einander übergehen und durch einen Spalt getrennt werden, welcher ein Theil der ausserembryonalen Leibeshöhle ist. In der Amnionnaht verschmelzen die entsprechenden Faltenblätter beider Seiten, und gleichzeitig geht damit Hand in Hand eine Lostrennung der inneren von den äusseren Blättern (Taf. I, Fig. 4). Ueber dem Rücken des Embryo sind in Folge dessen jetzt zwei Hüllen, eine innere und eine äussere, das Amnion (*A*) und die seröse Hülle (*S*), entstanden.

Das Amnion ist ein Product der inneren Faltenblätter (Taf. I, Fig. 10 *ifb*). Es bildet um den Embryo in der ersten Zeit nach seiner Entstehung einen dicht anliegenden Sack, der nur eine sehr kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Amnionhöhle einschliesst.

Die seröse Hülle, die sich von den äusseren Faltenblättern (*afb*, Taf. I, Fig. 10) herleitet, liegt dem Amnionsack als ein sehr zartes und durchsichtiges Häutchen dicht an und schliesst ihn von aussen ein.

Wenn wir jetzt einen Rückblick auf die im vorigen Capitel beschriebenen Verhältnisse thun und die Entwicklung der Fische mit der Entwicklung der Reptilien und Vögel vergleichen, so ist bei letzteren eine bedeutende Complication eingetreten. Während bei den Fischen der ausserembryonale Bezirk der Rumpfplatte (Somatopleura) nur zum Hautdottersack wird, lässt er bei Reptilien und Vögeln zwei Säcke durch einen Faltungsprocess entstehen.

Die Ursachen, welche die neue Complication hervorgerufen haben, scheinen klar zu Tage zu liegen. Dadurch dass das Ei in fest anliegende Hüllen eingeschlossen ist, kann sich der embryonale Körper, wenn er durch Zusammenfalten der Blätter gebildet wird, vom Dottersack nicht abheben und kommt so in eine Grube zu liegen. Es wird dies um so eher eintreten müssen, als der Embryo am Anfang der Entwicklung im Vergleich zum Dotter von verschwindender Kleinheit ist, und als die unmittelbar unter ihm gelegenen Dotterschichten verflüssigt und resorbirt werden. Beim Einsinken des Körpers in den Dotter (Taf. I, Fig. 2 und 3) schlagen sich nun die Theile, welche bei den Fischen zum Hautdottersack werden (Taf. I, Fig. 6 und 7), als Amnionfalten rings um ihn herum und hüllen ihn um so vollkommener ein, je tiefer er in den Dotter einsinkt.

Die oben gegebene Darstellung von der Entwicklung des Amnion ist in einem Punkte etwas schematisch gehalten. Die vordere Amnionfalte nämlich entwickelt sich so frühzeitig, dass das mittlere Keimblatt sich noch nicht bis in das vordere Bereich der Embryonalanlage hat ausbreiten können. Die Einfaltung geht daher hier nur vom inneren und vom äusseren Keimblatt aus,

die noch fest zusammenhängen (Proamnion). Später ändert sich dieses Verhältniss, wenn das mittlere Keimblatt auch in den Bezirk der vorderen Amnionfalte hineingewuchert ist und sich daselbst in ein viscerales und ein parietales Mittelblatt gespalten hat. Von da ab setzt sich auch die mittlerweile stärker hervorgewachsene, vordere Amnionfalte auch aus dem äusseren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt zusammen, wie es bei der später sich anlegenden, hinteren Amnionfalte und den seitlichen Amnionfalten von vornherein der Fall ist.

Wir haben jetzt noch in einigen Sätzen genauer auf das weitere Verhalten von Amnion uud seröser Hülle einzugehen.

Der Amnionsack bleibt bis zum Ende der embryonalen Entwicklung mit einer kleinen Stelle am Bauch des Embryo, die der Hautnabel heisst, in Verbindung. In den Figuren 3, 4, 5 und 10 ist diese Stelle durch eine ringförmige Linie (*hn*) kenntlich gemacht. Hier setzen sich die primitiven Schichten der Rumpfwand in entsprechende Schichten des Amnion fort, so zum Beispiel die Epidermis des Körpers in eine die Amnionhöhle auskleidende Epithellage. Der Hautnabel der Reptilien und Vögel entspricht daher dem gleichnamigen Gebilde der Fischembryonen (Taf. I, Fig. 7 *hn*), an welchem ja auch der Hautdottersack mit seiner stielförmigen Verlängerung in die Bauchwand übergeht. Wie bei den Fischen, umschliesst er (Taf. I, Fig. 7 u. 5 *hn*) eine Oeffnung, welche den im Embryo gelegenen Theil der Leibeshöhle (lh^1) mit dem ausserembryonalen, zwischen den Eihüllen befindlichen Theil (lh^2) verbindet. Ferner tritt durch die Oeffnung der am embryonalen Darm befestigte Stiel des Dottersacks oder der Dottergang hindurch, der in den oben genannten Figuren der Tafel I durch den kleinen Ring (*dn*) bezeichnet ist.

Der Amnionsack gewährt den Embryonen der Reptilien und Vögel noch einen besonderen Vortheil dadurch, dass sich in seiner Höhlung eine eiweisshaltige, salzige Flüssigkeit, der Liquor amnii, ansammelt. In ihr schwimmt gewissermaassen der aus weichen Zellen aufgebaute zarte, leicht zu verletzende Embryo und führt Bewegungen aus.

Am Anfang seiner Entstehung ist der Amnionsack klein, vergrössert sich aber mit jedem Tage der Bebrütung, indem er mit dem Wachsthum des Embryo Schritt hält und eine grössere Menge von Amnionflüssigkeit einschliesst.

Gleichzeitig wird seine Wandung contractil. In seinem Hautfaserblatt bilden sich einzelne Zellen zu contractilen Fasern aus, die beim Hühnchen vom fünften Tage der Bebrütung an rhythmische Bewegungen veranlassen. Man kann die Bewegungen bei unverletzter Eischale beobachten, wenn man die Eier gegen eine helle Lichtquelle hält und sich dabei des von Preyer construirten Ooscops bedient. Es lässt sich hierbei feststellen, dass das Amnion in der Minute etwa 10 Zusammenziehungen ausführt, welche, von einem Pole beginnend, zum entgegengesetzten Ende nach der Art fortschreiten, wie sich ein Wurmkörper zusammenzieht. Dadurch wird die Amnionflüssigkeit in Bewegung gesetzt und der Embryo in regelmässiger Weise von einem Ende zum anderen geschaukelt oder gewiegt. Das Wiegen des Embryo, wie Preyer sich ausdrückt, wird in späteren Tagen der Bebrütung immer deutlicher, da die Amnioncontractionen energischer werden.

Die seröse Hülle (*S*) ist eine vollkommen durchsichtige, leicht zerreissbare Membran, welche der Dotterhaut oder Membrana vitellina

fest anliegt. Sie besteht aus 2 dünnen Zellblättern, welche ihren Ursprung von dem äusseren Keimblatt und dem parietalen Mittelblatt herleiten, und daher wie diese durch blaue und rothe Linien im Schema kenntlich gemacht sind. Als eine gesonderte Bildung ist die seröse Hülle anfänglich (Tafel I, Fig. 4) nur im Bereich des Amnion und des Embryo vorhanden, soweit als sich die Leibeshöhle im mittleren Keimblatt gebildet hat. Sie vergrössert sich dann in demselben Maasse, als der Dotter umwachsen wird und der Gefässhof sich nach abwärts ausdehnt. Parietales und viscerales Mittelblatt weichen mehr und mehr aus einander, bis schliesslich (beim Hühnchen gegen Ende der Bebrütung) eine Trennung im ganzen Umfang der Dotterkugel erfolgt ist. Stadien dieses Processes zeigen uns die Figuren 3, 4 und 5 auf Tafel I. In der letzten Figur, welche den Befund etwa von dem siebenten Tage der Bebrütung darstellt, ist der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle schon sehr ansehnlich geworden, die seröse Hülle ist, mit Ausnahme einer kleinen Stelle am vegetativen Pol des Dotters, überall als eine gesonderte Bildung angelegt.

In Zusammenhang damit verändert sich auch die Wand des Dottersacks. Während sie am Anfang der Umwachsung eine Strecke weit von allen Keimblättern gebildet wird, setzt sie sich nach Ablösung der serösen Hülle nur noch aus dem Darmdrüsenblatt und dem visceralen Mittelblatt zusammen.

Erklärung der Abbildungen auf Tafel I.

Fig. 1 bis 5 sind schematische Abbildungen von Quer- und Längsdurchschnitten durch das Hühnerei auf verschiedenen Stadien der Bebrütung. Sie sollen veranschaulichen, wie sich aus der Embryonalanlage der Körper des Hühnchens entwickelt, und wie aus dem ausserembryonalen Bezirk der Keimblätter der Dottersack, das Amnion, die seröse Hülle und die Allantois entstehen.

In allen Figuren ist die Embryonalanlage und später der Embryo im Verhältniss zum Dotter viel zu gross der Deutlichkeit wegen dargestellt.

Um die einzelnen Theile leichter von einander unterscheiden zu können, sind verschiedene Farben für sie gewählt worden. Gelb ist der Dotter gezeichnet, grün das Darmdrüsenblatt, blau das äussere Keimblatt und roth das mittlere Keimblatt zusammen mit dem Mesenchym. Die schwarzen Punkte bezeichnen die Grenze, bis zu welcher auf den einzelnen Stadien das äussere und das innere Keimblatt den Dotter umwachsen haben; die rothen Punkte zeigen die jeweilige Grenze des mittleren Keimblattes an, das nach Entwicklung der Blutgefässe mit der Randvene aufhört.

Für alle Figuren gelten dieselben Bezeichnungen:

ak äusseres Keimblatt (blau).
mw Medullarwülste.
N Nervenrohr.
af Amnionfalte.
vaf vordere, *haf* hintere, *saf* seitliche Amnionfalte.
A Amnion.
ah Amnionhöhle.
S seröse Hülle.
hn Hautnabel.

sf Seitenfalten; *kf*¹. *kf*² Kopffalte; *afb* äusseres, *ifb* inneres Faltenblatt.
ik inneres Keimblatt (grün).
ur Umwachsungsrand.
dr Darmrinne.
dg Dottergang.
al Allantois.
ds Darmsack.
dn Darmnabel.
mk mittleres Keimblatt.
*mk*¹ parietale Lamelle desselben oder parietales Mittelblatt.
*mk*² viscerale Lamelle desselben oder viscerales Mittelblatt.
st seitliche Grenze desselben, Sinus terminalis, Randvene.
dm dorsales, *vm* ventrales Mesenterium.
lh Leibeshöhle; *lh*¹ embryonaler, *lh*² ausserembryonaler Theil derselben.

Fig. 1. Querschnitt durch ein Hühnerei am zweiten Tage der Bebrütung.

Die Keimblätter sind flach über dem Dotter ausgebreitet, das mittlere weniger weit als die beiden äusseren. Es haben sich die ersten Gefässe entwickelt, die mit der Randvene (*st*) an der Grenze des mittleren Keimblattes aufhören. Man unterscheidet daher jetzt den Gefässhof, der bis zur rothpunktirten Linie (*st*) reicht, und nach aussen davon den Dotterhof (*dh*), der mit der schwarzpunktirten Linie (*ur*), dem Umwachsungsrand des äusseren und des inneren Keimblattes. aufhört.

Fig. 2. Querschnitt durch ein Hühnerei am dritten Tage der Bebrütung.

Aeusseres und inneres Keimblatt sind über den halben Dotter ausgebreitet. Der Dotterhof (*dh*) endet mit der schwarzpunktirten Linie, dem Umwachsungsrand (*ur*).

Auch das mittlere Keimblatt mit dem Gefässhof, der jetzt in voller Ausbildung steht, hat den Dotter bis zur Linie *st* (dem Sinus terminalis) umwachsen. Im mittleren Keimblatt ist die Leibeshöhle im embryonalen Körper (*lh*¹) und in der nächsten Umgebung desselben (*lh*²) deutlich geworden, indem parietales (*mk*¹) und viscerales Mittelblatt (*mk*²) aus einander gewichen sind.

Die Embryonalanlage beginnt sich vom ausserembryonalen Theil durch Faltenbildung abzuschnüren und den Rumpf zu bilden. Die Seitenfalten (*sf*) sind eine Strecke weit nach abwärts gewachsen, wodurch die seitliche Rumpfwand entstanden ist, während ventralwärts der Leib noch geöffnet ist. Den Seitenfalten entsprechend haben sich an der Darmplatte die seitlichen Darmfalten (*df*) gebildet und umgrenzen die Darmrinne (*dr*).

Der in Abschnürung begriffene Embryo ist in eine Grube des flüssiger gewordenen Dotters eingesunken und wird von der Rumpfplatte des ausserembryonalen Bezirks der Keimblätter zum Theil eingehüllt, indem die seitlichen Amnionfalten (*af*) sich schon um die Seite des embryonalen Körpers herumgelegt haben.

Fig. 3 zeigt einen Längsschnitt durch das in Fig. 2 auf dem Querschnitt dargestellte Stadium. (3. Tag der Bebrütung.)

Das Kopfende des Körpers hat sich von der Keimhaut vollständig abgeschnürt. Es schliesst die Kopfdarmhöhle ein. Das Schwanzende ist nur wenig abgesetzt. Um den Kopf hat sich die vordere Amnionfalte (*vaf*), um den Schwanz die hintere Amnionfalte (*haf*) herumgelegt (Kopfscheide, Schwanzscheide).

Die Mitte des Rumpfes ist ventralwärts noch weit geöffnet. Die Stelle, wo die Rumpfwand in die Amnionfalten übergeht und welche im Schema durch den Ring (*hn*) angedeutet ist, heisst der Hautnabel.

Die Darmplatte hat sich vorn und hinten zu einem Rohr (Kopfdarmhöhle, Beckendarmhöhle) geschlossen, in der Mitte ist das Rohr nach ventralwärts offen und geht durch den Dottergang (*dg*) in den Dottersack (*ds*) über. Die durch einen Ring (*dn*) bezeichnete Uebergangsstelle ist der Darmnabel. Aus der ventralen Wand der Beckendarmhöhle wächst als kleines Bläschen die Allantois (*al*) in die embryonale Leibeshöhle hinein.

Fig. 4. Längsschnitt durch ein Hühnerei am Anfang des fünften Tages.

Der Embryo ist nach Verwachsung der Amnionfalten in den Amnionsack mit der Amnionhöhle (*ah*) eingehüllt. Aus dem äusseren Blatt der Amnionfalten hat sich die seröse Hülle (*S*) entwickelt. Durch weiteres Auseinanderweichen der mittleren Keimblätter hat sich der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle (lh^2) vergrössert. In sie ist die Allantois (*al*) hineingewachsen.

Der Dotter ist mit Ausnahme eines Drittels seiner Oberfläche von dem äusseren und inneren Keimblatt bis zur Linie *ur* umwachsen worden. Der Gefässhof hat sich bis zur Linie *st* ausgedehnt. Die Kopfdarmhöhle ist durch den neu entstandenen Mund (*m*) nach der Amnionhöhle geöffnet.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Hühnerei am siebenten Tage der Bebrütung.

Durch Vergrösserung der ausserembryonalen Leibeshöhle hat sich die seröse Hülle vom Dottersack mit Ausnahme eines kleinen Bezirks vollständig getrennt. Das äussere und das innere Keimblatt haben jetzt den Dotter allseitig umwachsen; das mittlere Keimblatt mit dem Gefässhof hat sich weiter nach abwärts ausgebreitet. Die Amnionhöhle, in welcher der Embryo schwimmt, ist durch Vermehrung des Amnionwassers weiter ausgedehnt worden. Die Allantois hat sich bedeutend vergrössert und bildet einen Sack, der mit dem Enddarm durch einen dünnen Stiel (Urachus) zusammenhängt. Der Sack breitet sich namentlich auf der rechten Seite des Embryo zwischen Amnion, Dottersack und seröser Hülle in der ausserembryonalen Leibeshöhle aus.

Fig. 6 stellt einen schematischen Querschnitt durch einen Fischembryo dar.

Der Rückentheil ist schon weit entwickelt und schliesst das Nervenrohr (*N*), die Chorda (*ch*), die Aorta (*ao*) und die Ursegmente ein. Die Bauchseite ist durch die ansehnliche Dottermasse (*d*) stark aufgetrieben. Diese liegt in einer Erweiterung des Darmrohrs, dem Darmdottersack; derselbe ist durch einen engen Spaltraum, die Leibeshöhle (*lh*), von der ausgeweiteten Bauchwand oder dem Hautdottersack getrennt.

Fig. 7. Schematischer Längsschnitt durch einen Selachierembryo.

Der Dottersack hat sich vom embryonalen Körper theilweise abgeschnürt und hängt mit der Bauchseite nur noch durch einen dünnen Stiel (*st*) zusammen, der aus 2 ineinander gesteckten Röhren, dem Darmstiel (Dottergang) und dem Hautstiel, besteht. Durch den Dottergang communicirt der Dottersack mit dem embryonalen Darmrohr. Die Uebergangsstelle heisst der Darm-

nabel (*dn*). Die Anheftungsstelle des Hautstieles an dem Bauch des Embryo ist der Hautnabel (*hn*). Die Leibeshöhle des Embryo (lh^1) geht zwischen Haut- und Darmnabel (*hn* u. *dn*) in den Leibesraum (lh^2) zwischen Haut- und Darmdottersack über.

Fig. 8, 9, 10, 11. Schematische Quer- und Längsschnitte durch Hühnerembryonen verschiedenen Alters.

Fig. 8. Hälfte eines Querschnittes durch einen Hühnerembryo von 2 Tagen, nach Kölliker.

Der Embryonalkörper, in welchem Nervenrohr (*N*), Chorda (*ch*), Ursegmente mit der Höhle (*ush*), die primitive Aorta (*ao*), die Urnierenanlage (*un*) zu sehen sind, ist durch die seitliche Grenzrinne (*gr*) gegen den ausserembryonalen Bezirk der Keimblätter abgegrenzt. Die Rumpfwand beginnt sich zu entwickeln, nachdem die Rumpfplatte die nach dem Dotter mit ihrer Firste gekehrte Seitenfalte (*sf*) gebildet hat. Nach aussen von derselben erhebt sich in entgegengesetzter Richtung die seitliche Amnionfalte (*saf*).

Fig. 9. Querschnitt eines Hühnerembryo vom Anfang des dritten Tages, nach Kölliker.

Die Seitenfalten (*sf*) sind weiter nach abwärts gewachsen und haben die Rumpfwand vervollständigt. Desgleichen haben sich die seitlichen Amnionfalten (*saf*) weiter nach dem Rücken des Embryo emporgehoben. Die Darmplatte hat sich zur Rinne *dr* eingefaltet. Die punktirte Linie *hn* bezeichnet den noch weiten Hautnabel, die Linie *dn* den Darmnabel.

Fig. 10. Querschnitt durch den Rumpf eines fünftägigen Hühnerembryo in der Nabelgegend, nach Remak.

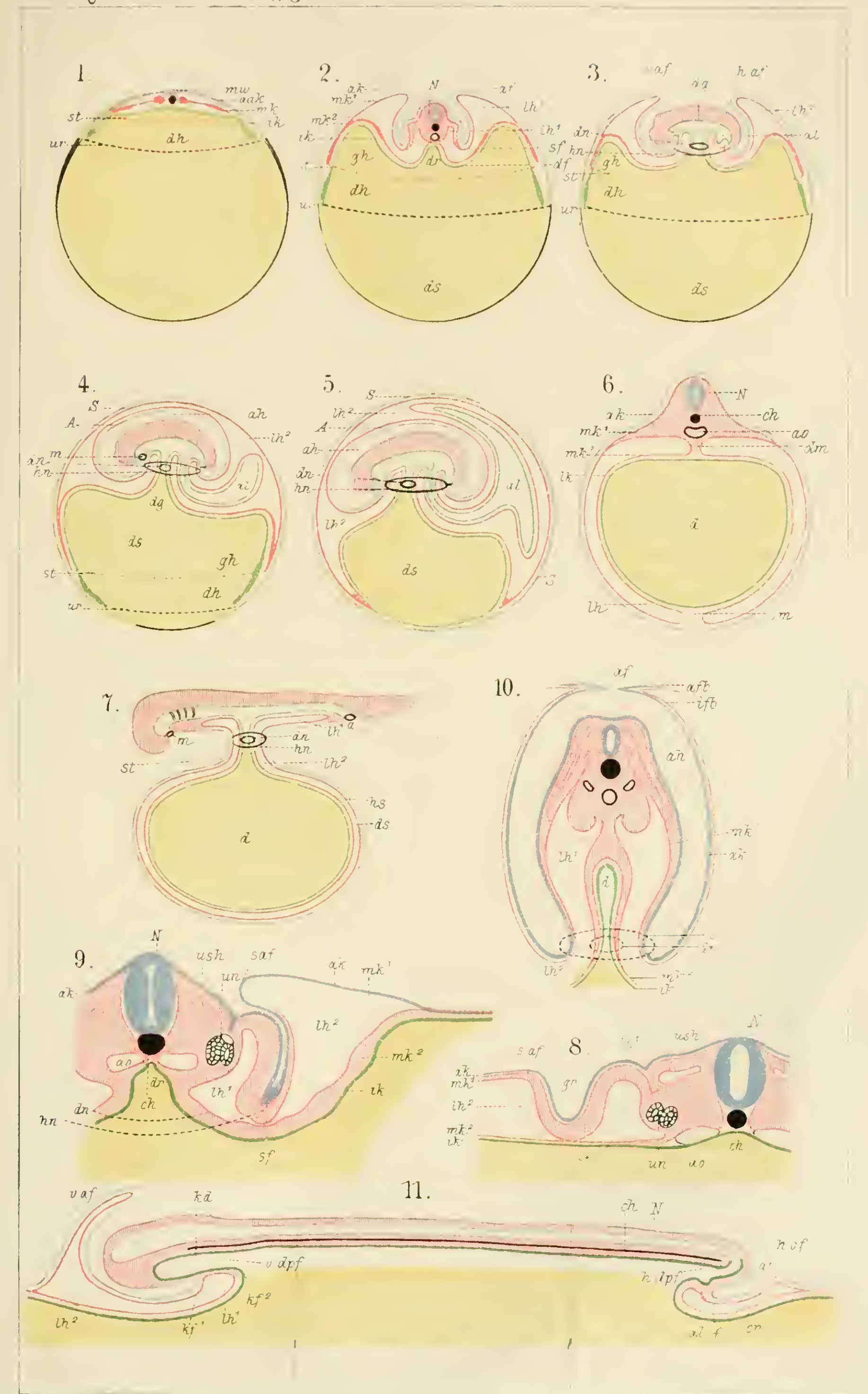
Durch Zusammenlegen der Seitenfalten hat sich die Rumpfwand vollständig ausgebildet bis auf den von der Linie *hn* umgebenen Bezirk, in welchem die Leibeshöhle noch eine Oeffnung besitzt und mit der ausserembryonalen Leibeshöhle communicirt. An der Linie *hn*, dem Hautnabel, biegt die Rumpfwand in die Amnionfalten (*af*) um, die über den Rücken des Embryo herübergewachsen sind und im Begriff stehen, mit ihren Rändern zu verschmelzen. Das Darmrohr (*d*) geht am Darmnabel (*dn*) in den Dottersack, der abgeschnitten ist, über.

Fig. 11. Schematischer Längsschnitt durch einen Hühnerembryo.

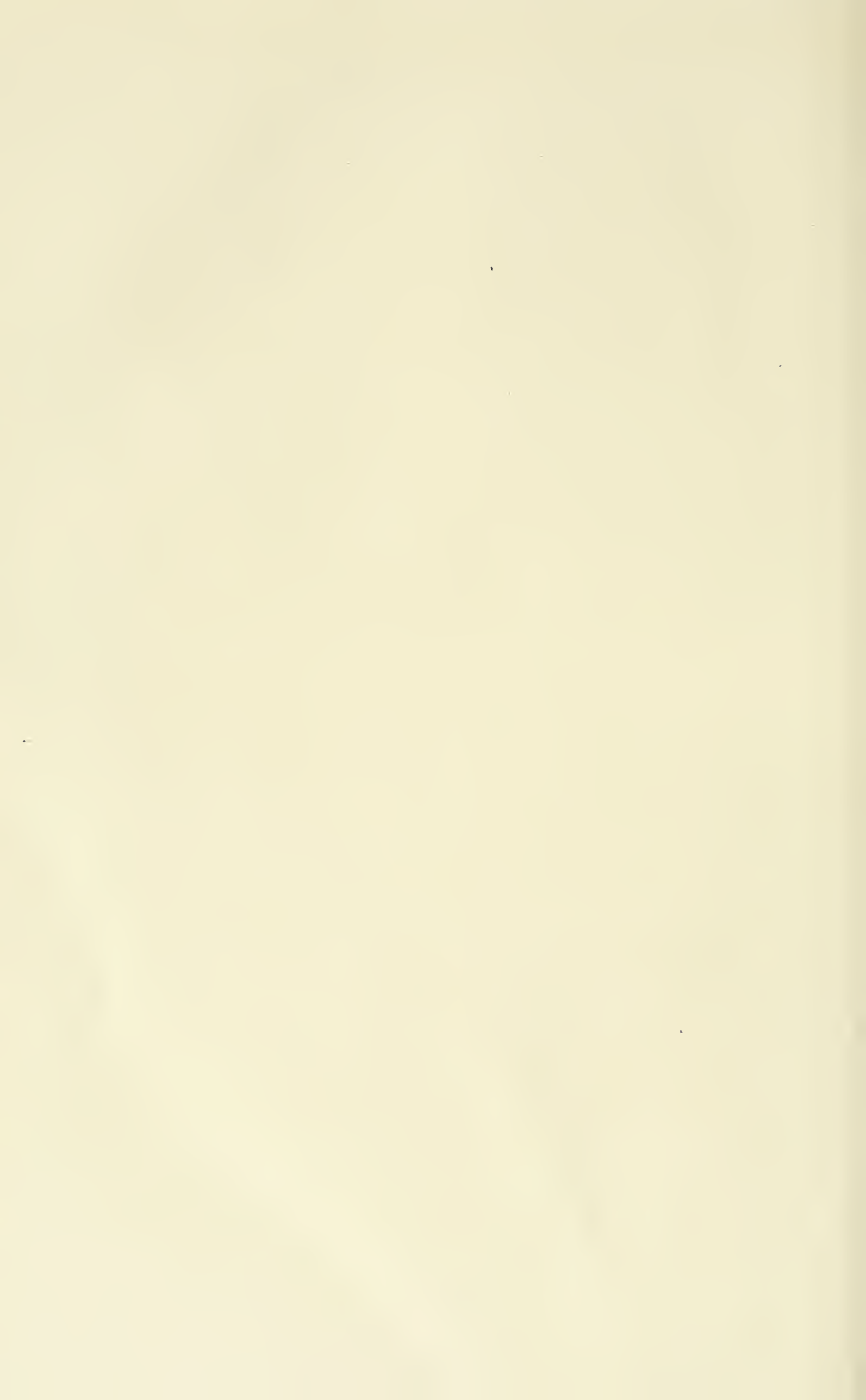
Der Kopf ist durch Faltung schon vollständig von der Keimhaut abgesetzt, der Schwanztheil ist weniger weit gesondert; ersterer schliesst die Kopfdarmhöhle (*kd*) ein, die durch die vordere Darmpforte (*vdpf*) mit dem Dottersack zusammenhängt. Die Beckendarmhöhle, welche die erste Anlage der Allantois (*al*) zeigt, communicirt nach rückwärts und oben mit dem Nervenrohr durch den neurenterischen Canal (*cn*), nach dem Dottersack durch die hintere Darmpforte (*h-dpf*). Das Kopfende ist durch die vordere Amnionfalte (*vaf*) schon theilweise eingescheidet, während am Schwanzende die hintere Amnionfalte (*haf*) sich erst zu erheben beginnt.

2. Die Allantois.

Während die Entwicklung des Amnion noch vor sich geht, bildet sich bei den Reptilien und Vögeln ein nicht minder wichtiges, embryonales Organ, die Allantois oder der Harnsack. Derselbe hat zwei



O. Hertwig gez. Gustav Fischer



verschiedene Functionen gleichzeitig zu erfüllen. Einmal dient er, wie schon sein Name sagt, zur Aufnahme der Ausscheidungsproducte, welche während des Embryonallebens von Niere und Urniere geliefert werden, und zweitens ist er noch vermöge seines Blutgefässreichthums und der oberflächlichen Lage, welche er erhält, das wichtigste embryonale Athmungsorgan.

Der Harnsack nimmt aus dem letzten Theil des Enddarms, der später als Cloake bezeichnet wird, seinen Ursprung und ist hier in seiner ersten Anlage beim Hühnchen schon am Ende des zweiten Tages nachzuweisen, zu einer Zeit, wo die Wandungen des Enddarms noch in Entwicklung begriffen sind. Er erscheint hier als eine kleine, blindsackartige Ausbuchtung (*al*) an der vorderen Wand der Darmplatte (*hy*). (Fig. 155, Taf. I, Fig. 3 *al.*)

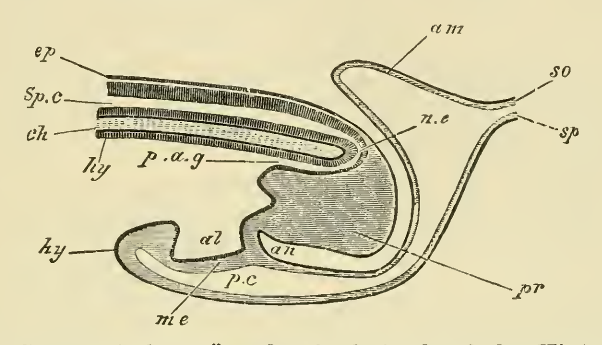


Fig. 155. **Schematischer Längsdurchschnitt durch das Hinterende eines Hühnerembryo zur Zeit der Bildung der Allantois**, nach Balfour.

Der Schnitt zeigt, dass das Nervenrohr *sp.c* an seinem Ende mit dem Enddarm *p.a.g* durch einen Canalis neurentericus *n.e* zusammenhängt. Der letztere geht durch den Rest des Primitivstreifens *pr*, welcher nach der Ventralseite umgeschlagen ist. *ep* äusseres Keimblatt. *ch* Chorda. *hy* Darmdrüsenblatt. *al* Allantois. *me* mittleres Keimblatt. *an* die Stelle, wo der After entstehen wird. *am* Amnion. *so* Hautplatte. *sp* Darmplatte.

Die Ausstülpung ist nach innen vom Darmdrüsenblatt ausgekleidet, nach aussen von einer Wucherung des Darmfaserblattes überzogen. Sie vergrössert sich rasch zu einer Blase, die in die Leibeshöhle hineinwächst (Taf. I, Fig. 4 *al*). Hierbei erweitert sich das blinde Ende, während der Anfangstheil, der in den Enddarm übergeht, sich verengt und zu einem hohlen Stiel, dem Harngang oder Urachus, verlängert.

Am vierten Tage ist der Harnsack so vergrössert, dass er in der embryonalen Leibeshöhle keinen Platz mehr findet und sich daher in ihren ausserembryonalen Theil zwischen Darmstiel und Hautstiel hineindrängt (Taf. I, Fig. 5 *al*). Er gelangt so in den Raum zwischen Dottersack (*ds*) und Amnion (*A*), trifft dann auf die Innenfläche der serösen Hülle (*S*) und breitet sich unter ihr auf eine weite Strecke und zwar über die rechte Seite des embryonalen Körpers aus.

Hinsichtlich der weiteren Schicksale der Eihüllen beim Hühnchen mögen sich hier noch einige kurze Bemerkungen anschliessen.

In dem Zeitraum vom 5. bis zum 11. Tag, also etwa bis zur

Mitte der Bebrütung, treten an dem Dottersack, dem Amnion, der Allantois u. s. w. folgende Veränderungen ein:

In der Wand des Dottersacks, der noch eine ansehnliche Grösse beibehält, breitet sich in der früher geschilderten Weise der Gefässhof über grössere Strecken aus. Am 7. Tag bedeckt er etwa zwei Drittel (Taf. I, Fig. 5), am 10. Tag drei Viertel desselben, wobei die Grenzvene undeutlich wird und die scharfe Abgrenzung gegen den gefässlosen Abschnitt aufhört.

Der Inhalt des Dottersacks ist durch chemische Veränderung der Dotterconcremente verflüssigt worden. Von seiner Oberfläche hat sich die seröse Hülle (*S*), soweit sich der Gefässhof ausgedehnt hat, durch Vergrösserung der ausserembryonalen Leibeshöhle abgehoben. In den Zwischenraum ist gleichzeitig der Harnsack (Taf. I, Fig. 5 *al*) hineingewachsen. Dieser hat sich bis zum 10. Tage so sehr vergrössert, dass er nur einen kleinen Theil von Dottersack und Amnion unbedeckt lässt. Seine sackartige Beschaffenheit hat er jetzt mehr verloren. Denn zwischen seinem äusseren Blatte, welches fast überall der inneren Fläche der serösen Hülle dicht anliegt, und seinem inneren, an Amnion und Dottersack angrenzenden Blatt findet sich nur ein unbedeutender, mit Harnwasser erfüllter Zwischenraum.

Der Harnsack ist ferner zu dieser Zeit ein sehr blutgefässreiches Organ geworden und wird von den Nabelgefässen gespeist, die uns in einem späteren Capitel über das Blutgefässsystem noch einmal beschäftigen werden. Am dichtesten ist das Blutgefässnetz in seinem äusseren Blatte, welches sich an der Oberfläche des Eies ausbreitet; es dient hier zur Unterhaltung des embryonalen Athmungsprocesses. Denn von dem oberflächlich circulirenden Blute wird Kohlensäure abgegeben und Sauerstoff aufgenommen, theils direct durch die Eischale, theils aus der am stumpfen Pole des Eies befindlichen Luftkammer (Fig. 10 *a.ch*), welcher ein grosser Theil des Harnsacks anliegt.

Ausser zur Respiration dient endlich der Harnsack auch noch zur Resorption des Eiweisses, welches während der Bebrütung immer mehr eingedickt und am spitzen Pol des Eies zu einem Klumpen zusammengedrängt wird. Er umwächst und hüllt es in einen Sack ein, dessen epitheliale Oberfläche von der serösen Hülle abstammt, die von dem wuchernden Harnsack mit ausgestülpt worden ist. An der Innenfläche des Eiweisssackes (H. VIRCHOW) entwickeln sich blutgefässreiche Zotten, welche sich in das Eiweiss hineinsenken und von DUVAL, der zuerst auf diese Verhältnisse aufmerksam gemacht hat, als Placenta beschrieben worden sind.

Auch die Luftkammer hat während der Bebrütung Veränderungen erlitten und sich durch Auseinanderweichen der beiden Blätter der Schalenhaut, in welche sie eingeschlossen ist (Fig. 10, Seite 16), unter Luftaufnahme ausgedehnt.

Das Amnion endlich, welches am Anfang seiner Entstehung dem Embryo ziemlich dicht anliegt, hat sich vergrössert und ist zu einem mit Amnionwasser stark gefüllten Sacke geworden (Taf. I, Fig. 5 *A*). Seine schon oben beschriebenen, rhythmischen Zusammenziehungen werden am 8. Tage am lebhaftesten und kräftigsten und nehmen von da bis zum Ende der Bebrütung an Häufigkeit und Stärke ab.

In Folge aller dieser Wachsthumsvorgänge beansprucht der Embryo mit Anhängen jetzt einen viel grösseren Raum als am Anfang der Bebrütung. Er gewinnt ihn dadurch, dass das den Dotter umgebende

Eiweiss oder Albumen sich erheblich vermindert, indem namentlich seine flüssigen Bestandtheile theils durch Verdunstung nach aussen, theils auch durch Resorption von Seiten des Embryo schwinden. Die Dotterhaut ist bei der Vergrösserung zerrissen worden.

In einem zweiten Zeitraum, der vom 11. bis zum 21. Tage oder bis zum Ausschlüpfen des Hühnchens reicht, wird der Dottersack in Folge der stärkeren Aufsaugung seines Inhaltes mehr und mehr schlaff, so dass sich seine Wand in Falten zu legen beginnt. Von der serösen Hülle wird er jetzt, da sich die ausserembryonale Leibeshöhle rings um ihn ausgedehnt hat, vollständig abgelöst und hierauf durch Verkürzung des Darmstiels näher an die Bauchwand herangezogen. Am 19. Tage der Bebrütung beginnt er durch den sehr eng gewordenen Hautnabel in die Bauchhöhle selbst hineinzuschlüpfen, wobei er während des Durchtritts durch die Bauchwand Sanduhrform annimmt. Hier wird er zum Verschluss der Darmwand mit verbraucht.

Eine Rückbildung erfährt das Amnion, insofern die Flüssigkeit abnimmt und fast ganz schwindet, bis die Membran wieder dicht dem embryonalen Körper anliegt. Auch das Eiweiss wird fast vollständig aufgebraucht. Nur der Harnsack fährt zu wuchern fort und wächst schliesslich an der ganzen Innenfläche der serösen Hülle so vollständig herum, dass seine Ränder sich treffen und unter einander zu einem den Embryo und das Amnion vollständig einschliessenden Sack verschmelzen. Mit der serösen Hülle verklebt er so fest, dass seine Lostrennung nicht mehr gelingen will.

Das Harnwasser nimmt gegen Ende der Bebrütung gleichfalls ab und ist zuletzt, wie das Amnionwasser, ganz geschwunden. In Folge dessen gibt es in der Allantois Niederschläge von Harnsalzen, die immer massenhafter werden.

Amnion und Harnsack bilden sich schliesslich vollständig zurück. Indem das Hühnchen kurze Zeit vor dem Ausschlüpfen die es bedeckenden Hüllen mit dem Schnabel durchstösst, fängt es an, die in der grösser gewordenen Luftkammer enthaltene Luft direct einzuathmen. Eine Folge davon ist, dass im Harnsack der Blutkreislauf sich verlangsamt und endlich ganz aufhört. Die zuführenden Nabelgefässe obliteriren. Amnion und Allantois sterben ab, trocknen ein, lösen sich dann vom Hautnabel ab, der sich am letzten Tage vor dem Ausschlüpfen schliesst, und werden, wenn das Küchelchen die Eischale verlässt, mit dieser als dürftige Ueberreste abgestreift.

Zusammenfassung.

1) Bei Reptilien und Vögeln sinkt der Embryo während seiner Entwicklung in den unter ihm liegenden, flüssiger gewordenen Dotter ein und wird von Faltungen des ausserembryonalen Bezirks der Rumpfplatte, von den vorderen, hinteren und seitlichen Amnionfalten, eingehüllt (Kopfscheide, Schwanzscheide, Seitenscheiden).

2) In Folge des Faltungsprocesses entstehen 2 Säcke um den embryonalen Körper, das Amnion und die seröse Hülle.

3) Das Amnion ist am Hautnabel mit dem Bauch des Embryo verbunden.

4) Der Hautnabel umschliesst eine Oeffnung, durch welche der embryonale und der ausserembryonale Theil der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

5) Durch den Hautnabel tritt der Stiel des Dottersacks durch, um sich am Darmnabel an den Darm anzusetzen.

6) Aus der ventralen Wand der letzten Strecke des Enddarms (Cloake) stülpt sich der Harnsack hervor, wächst als eine gestielte Blase 1) in die Leibeshöhle und 2) durch den Hautnabel in ihren ausserembryonalen Theil, breitet sich hier zwischen Amnion und seröser Hülle ringsum aus und fungirt vermöge seines Blutgefässreichthums als Athmungsorgan.

7) Am Ende der embryonalen Entwicklung schlüpft der immer kleiner werdende Dottersack nach Verbrauch des Dotters durch den offenen Hautnabel in die Leibeshöhle und wird zum Verschluss des Darmnabels verwandt.

8) Amnion, seröse Hülle und der aus dem embryonalen Körper herausgewucherte Theil des Harnsacks werden am Hautnabel, der sich schliesst, als nutzlose Gebilde abgestossen.

ZWÖLFTES CAPITEL.

Die Eihüllen der Säugethiere.

In ihren frühesten Entwicklungsstadien zeigen die Eihäute der Säugethiere mit denjenigen der Reptilien und Vögel eine ausserordentliche Uebereinstimmung (Fig. 156). Wir finden einen Dottersack mit reichem Gefässnetz (*UV*), ein Amnion (*am*), eine seröse Hülle (*sz*) und eine Allantois (*ALC*); wir finden, dass sich der Embryo in derselben Weise wie dort aus einem kleinen Bezirk der Keimblase entwickelt und in derselben Weise von dem ausserembryonalen Bezirk abschnürt, mit dem er nur durch einen Darm- und einen Hautstiel in Verbindung bleibt.

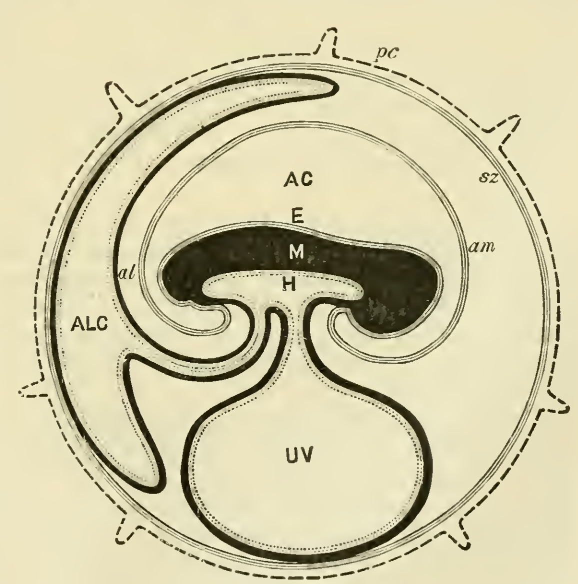


Fig. 156. **Schema der Eihäute eines Säugethieres nach** Turner.

pc Zona pellucida mit Zotten (Prochorion). *sz* seröse Hülle. *E* äusseres Keimblatt des Embryo. *am* Amnion. *AC* Amnionhöhle. *M* mittleres Keimblatt des Embryo. *H* inneres Keimblatt desselben. *UV* Dottersack (Vesica umbilicalis). *ALC* Allantoishöhle. *al* Allantois.

Die Uebereinstimmung wird eine auffällige und regt zu weiterem Nachdenken an, wenn wir in Betracht ziehen, dass die namhaft gemachten Entwicklungsprocesse in erster Linie durch die Ansammlung von Dottermaterial in den Eiern der Reptilien und Vögel hervorgerufen werden, und dass die Eier der meisten Säugethiere des Dotters so gut wie ganz entbehren, von sehr geringer Grösse sind, eine totale Furchung durchmachen und in allen diesen Beziehungen mehr den Eiern des Amphioxus gleichen.

Warum erleidet nun der Säugethierkeim trotzdem Metamorphosen, die in anderen Fällen nur Folge der Dotteransammlung sind? Warum entwickelt sich bei ihm ein Dottersack, der keinen Dotter enthält, mit einem Blutgefässsystem, das zur Dotterresorption bestimmt ist?

Zur Erklärung dieser Verhältnisse müssen wir zu einer Hypothese unsere Zuflucht nehmen, auf welche schon bei Besprechung der Keimblattbildung der Säugethiere kurz hingewiesen wurde. Sie lässt sich etwa so formuliren und begründen:

Die Säuger müssen von Thieren abstammen, die grosse dotterreiche Eier besessen haben, ovipar gewesen sind und bei denen sich in Folge dessen die embryonalen Hüllen in gleicher Weise wie bei Reptilien und Vögeln entwickelt haben. Bei ihnen müssen die Eier erst nachträglich ihren Dottergehalt wieder eingebüsst haben und zwar von dem Zeitpunkt an, als sie nicht mehr nach aussen abgelegt, sondern in der Gebärmutter entwickelt wurden. Denn hiermit war für den werdenden Keim eine neue und ergiebigere, weil unbeschränkte Quelle der Ernährung gefunden in Substanzen, die von den Wandungen der Gebärmutter ausgeschieden wurden. Es bedurfte daher nicht mehr der Mitgift des Dotters. Die Hüllbildungen aber, die durch den Dottergehalt der Eier ursprünglich ins Dasein gerufen worden waren, haben sich erhalten, weil sie auch noch in mancher anderen Beziehung von Nutzen waren und weil sie unter Wechsel ihrer Function in den Dienst der Ernährung durch die Gebärmutter traten und dementsprechende Abänderungen erfuhren.

Zu Gunsten dieser Hypothese können drei Thatsachen angeführt werden.

Erstens sind bei den niedersten Säugethierclassen, wie bei den Monotremen und Beutelthieren, die Eier noch grösser als bei den Placentalthieren; sie zeichnen sich durch einen stärkeren Gehalt an Dotter aus, welcher bei Ornithorhynchus zum Beispiel in grösseren und kleineren, fettglänzenden, dicht zusammenliegenden Kugeln abgelagert ist. Die Eier bilden in dieser Beziehung zu denjenigen der Reptilien und Vögel einen Uebergang.

Zweitens ist beobachtet worden, dass die Monotremen, die niedrigste Abtheilung der Säugethiere, wie die Reptilien und die Vögel, eierlegend sind. Ganz kürzlich haben zwei Forscher, Haacke und Caldwell, die interessante Entdeckung gemacht, dass Echidna und Ornithorhynchus, anstatt lebendige Junge zu gebären, wie man seither annahm, in eine pergamentartige Schale eingehüllte, gegen 2 Centimeter grosse Eier ablegen und in ihrem Brutbeutel, der Mammartasche, mit sich herumtragen.

Drittens verharren die Eihäute bei den Beutelthieren, welche nächst den Monotremen als die am tiefsten stehenden Säugethiere aufzufassen sind, obwohl die Entwicklung in der Gebärmutter vor sich geht, dauernd in einem Zustand, der demjenigen der Vögel und Reptilien ähnlich ist. Wie wir durch Owen und Selenka wissen, besitzt der in ein weites Amnion eingehüllte Embryo einen sehr grossen und gefässreichen Dottersack, der bis an die seröse Membran heranreicht, ferner eine kleine Allantois und eine seröse Membran. Letztere liegt den Uteruswandungen dicht an, ohne aber mit ihnen enger verbunden zu sein. Nach Resorption des Dotters werden daher wahrscheinlich Substanzen, welche von der

Gebärmutter abgesondert werden, durch das Blutgefässnetz des Dottersacks aufgenommen. So beginnt eine Art intra-uteriner Ernährung sich bei den Beutelthieren auszubilden, sonst aber liegt der Embryo mit seinen Hüllen in der Höhle der Gebärmutter, wie der Vogel oder Reptilienembryo mit seinen Hüllen in der festen Eischale.

Nach Begründung der schon von verschiedenen Seiten (Rabl etc.) geäusserten Hypothese, dass die Eier der Säugethiere ursprünglich dotterreicher gewesen sein müssen, wenden wir uns zur genaueren Beschreibung der Eihüllen. Was die ersten Entwicklungsstadien betrifft, so beginnen wir mit dem Kaninchen, weil seine Entwicklungsgeschichte am besten untersucht ist, und werden dann, um uns das Verständniss für den Bau der menschlichen Placenta zu erleichtern, in einer kurzen Skizze zeigen, wie sich in der Classe der Säugethiere engere anatomisch-physiologische Beziehungen zwischen der Schleimhaut der Gebärmutter und den embryonalen Hüllen in verschiedener Weise herausbilden. Mit den Eihüllen des Menschen werden wir uns in einem besonderen Capitel beschäftigen.

Wenn beim Kaninchen das in die Gebärmutter gelangte Ei sich hierselbst zu der schon früher beschriebenen Keimblase umgewandelt hat, ist es noch von der Zona pellucida eingehüllt. Diese ist mittlerweile zu einem dünnen Häutchen (Prochorion), welches später zerstört wird, ausgedehnt worden.

Die Keimblase nimmt an Ausdehnung rasch zu und wächst vom fünften bis zum siebenten Tag etwa von 1,5 mm auf 5 mm Grösse heran. In Folge dieser Grössenzunahme legt sich das Prochorion der Innenfläche der Gebärmutter am siebenten und achten Tage so innig an, dass es immer schwieriger und zuletzt unmöglich wird, die Eier ohne Verletzung abzulösen. Denn beim Zerreissen des mit den Uteruswandungen verklebten Prochorion wird gewöhnlich die ihm dicht anliegende, dünne Keimblase beschädigt und eröffnet, worauf sie unter Ausfliessen ihres Inhalts zusammenfällt. Auch ihr Inhalt hat Veränderungen erlitten, welche die Untersuchung erschweren; er hat an Consistenz so zugenommen, dass er der Dicke des Hühnereiweisses fast gleichkommt.

Während des Festsetzens vergrössert sich die Embryonalanlage und nimmt, während sie ursprünglich rund war, eine immer mehr gestreckte Form an. Sie wird am siebenten Tage oval (Fig. 157 *ag*), dann birnförmig und gewinnt am achten Tage eine immer ausgeprägtere, sohlenartige Gestalt, wobei sie bis zu einer Länge von circa 3,5 mm heranwächst (Fig. 158).

Wie schon in den vorausgegangenen Capiteln beschrieben wurde, breitet sich in dieser Zeit das mittlere Keimblatt in der Embryonalanlage aus, bildet sich die Medullarfurche (Fig. 157 und 158 *rf*), die Chorda, eine Anzahl von Ursegmenten, erscheint am achten Tage die erste Anlage von Gefässen und Blut im Gefässhof (*o*). Am neunten und zehnten Tage faltet sich die Embryonalanlage zum embryonalen Körper zusammen und schnürt sich vom übrigen Theil der Keimblase ab, aus welcher sich gleichzeitig verschiedene Eihäute zu entwickeln beginnen. Alle diese Vorgänge sind bei den Säugethieren in ihren Anfangsstadien dieselben wie bei den Reptilien und Vögeln, so dass wir uns bei ihrer Beschreibung sehr kurz fassen können. Zur Veranschaulichung mögen die schematischen Zeichnungen dienen, welche, von Kölliker entworfen, in vielen Lehrbüchern Aufnahme gefunden haben (Fig. 159, 1—5).

Schema 1 zeigt uns eine Keimblase, die beim Kaninchen etwa dem 7. bis 8. Tage entsprechen würde. Nach aussen ist sie noch von der sehr verdünnten Dotterhaut (*d*) eingeschlossen, die jetzt auch Prochorion genannt wird, da sich auf ihrer Aussenfläche bei manchen Säugethieren Eiweissflocken und Zöttchen aus der von der Uterusschleimhaut ausgeschiedenen Flüssigkeit niedergeschlagen haben. Das innere Keimblatt (*i*), das an einer nur wenig jüngeren Keimblase, wie sie in Figur 77 *B* dargestellt ist, nur bis zur Linie *ge* reicht und noch ein Drittel der Kugelinnenfläche unbedeckt lässt, ist jetzt ganz bis zum vegetativen Pole herumgewachsen. Das mittlere Keimblatt (*m*) ist in voller Entwicklung begriffen und nimmt etwa den vierten Theil der Kugelober-

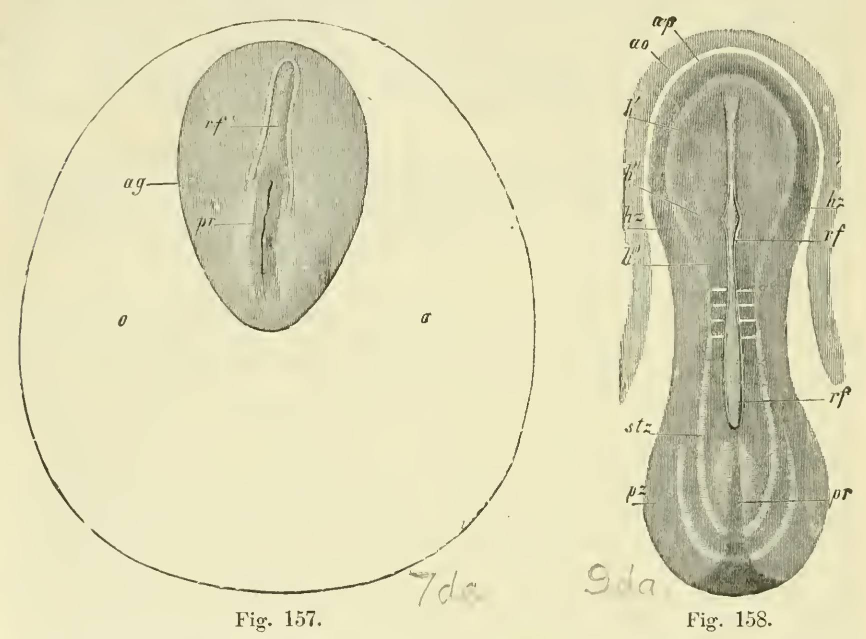


Fig. 157. Fig. 158.

Fig. 157. **Embryonalanlage eines Kanincheneies von 7 Tagen** aus Kölliker. *o* Gefässhof (Area opaca). *ag* Embryonalanlage. *pr* Primitivrinne. *rf* Rückenfurche.

Fig. 158. **Embryonalanlage eines Kaninchens von 9 Tagen** aus Kölliker, **mit einem Theil des hellen Fruchthofes.**

Ap, *ao* heller, dunkler Fruchthof. *h'*, *h''*, *h'''* Medullarplatte in der Gegend der ersten, zweiten, dritten Hirnblase. *stz* Stammzone. *pz* Parietalzone. *rf* Rückenfurche. *pr* Primitivstreifen.

fläche ein. Ein kleiner Abschnitt dieser dreiblätterigen Region enthält die Embryonalanlage, die sich etwa auf dem Entwicklungsstadium befinden würde, welches wir bei der Ansicht von der Fläche in der Figur 157 vor uns haben. Sie ist eiförmig und zeigt in der hinteren Hälfte den Primitivstreifen (*pr*) und vor ihm eine tiefe Rückenfurche (*rf*); der ausserembryonale Theil des mittleren Keimblattes kann als Gefässhof (*o*) bezeichnet werden, da sich in ihm die ersten Anfänge der Gefäss- und Blutbildung bemerkbar machen.

Bei dem in Schema 2 abgebildeten, schon viel weiter entwickelten Embryo (beim Kaninchen etwa am neunten Tage) hat sich das mittlere Keimblatt etwa über den dritten Theil der Keimblase ausgebreitet und

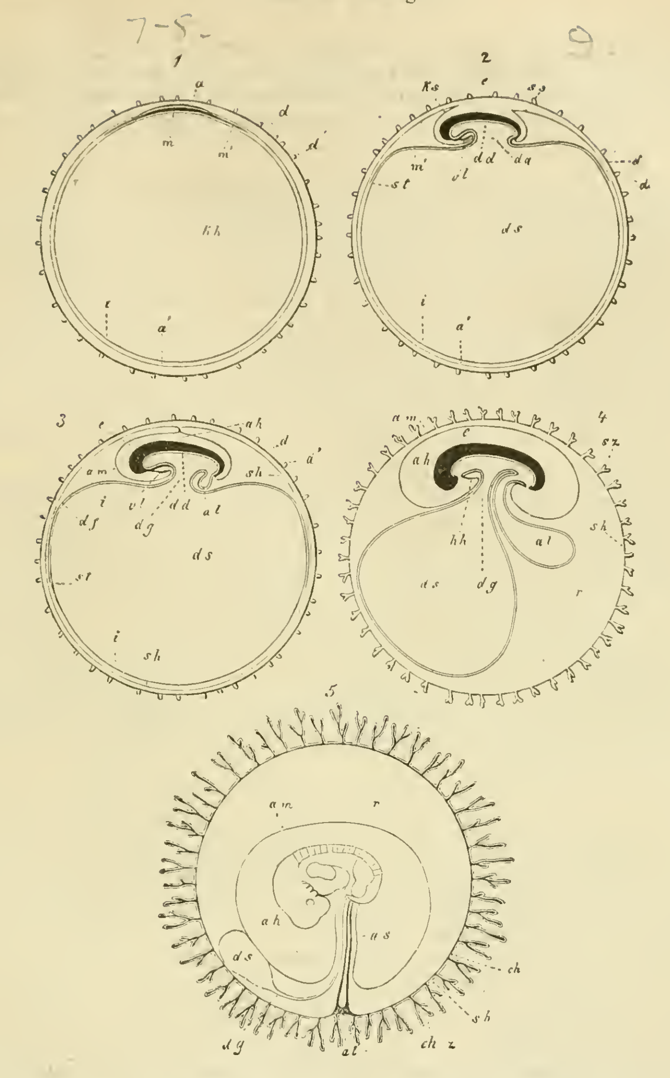


Fig. 159. **Fünf schematische Figuren zur Darstellung der Entwicklung der fötalen Eihüllen eines Säugethieres** nach Kölliker.

In den Figuren 1—4 ist der Embryo im Längsdurchschnitt dargestellt.

1) Ei mit Zona pellucida, Keimblase, Fruchthof und Embryonalanlage.
2) Ei, an dem sich der Dottersack und das Amnion zu bilden beginnen.
3) Ei, in welchem durch Verwachsung der Amnionfalten der Amnionsack und die seröse Hülle gebildet werden und die Allantois sich anlegt.
4) Ei mit seröser Hülle, die Zotten entwickelt hat, mit grösserer Allantois und mit einem Embryo, an welchem Mund- und Afteröffnung entstanden sind.
5) Schematische Darstellung eines noch jungen menschlichen Eies, bei dem sich die Gefässschicht der Allantois rings an die seröse Hülle angelegt hat und in ihre Zotten hineingewachsen ist. Die seröse Hülle führt von da an den Namen Chorion. Der Hohlraum der Allantois ist verkümmert, der Dottersack ist sehr klein geworden, die Amnionhöhle in Zunahme begriffen.

d Dotterhaut (Zona pellucida). *d'* Zöttchen derselben. *sh* seröse Hülle. *ch* Chorion. *chz* Chorionzotten. *am* Amnion. *ks*, *ss* Kopf- und Schwanzfalte des Amnion. *a* äusseres Keimblatt. *a'* dasselbe vom ausserembryonalen Bezirk der Keimblase. *m* mittleres Keimblatt. *m'* dasselbe vom ausserembryonalen Bezirk. *dd* inneres Keimblatt. *i* das-

selbe im ausserembryonalen Bezirk. *df* Gefässhof. *st* Sinus terminalis. *kh* Höhle der Keimblase, die später zur Höhle des Dottersackes *ds* wird. *dg* Stiel des Dottersackes (Dottergang). *al* Allantois. *e* Embryo. *r* Raum zwischen Chorion und Amnion; ausserembryonaler Theil der Leibeshöhle, mit eiweissreicher Flüssigkeit erfüllt. *vl* ventrale Leibeswand. *hh* Pericardialhöhle.

schliesst jetzt eine deutlich sichtbare Leibeshöhle ein, indem parietales und viscerales Mittelblatt sowohl im embryonalen als auch im ausserembryonalen Bezirk aus einander gewichen sind. Es reicht bis zu der mit *st* bezeichneten Stelle, an welcher sich als äussere Grenze des nun deutlich ausgeprägten Gefässhofes der Sinus terminalis befindet.

Die Embryonalanlage ist in Abschnürung von der Keimblase begriffen. Kopf- und Schwanzende des Embryo haben sich durch Faltung der einzelnen Blätter in derselben Weise wie beim Hühnchen vom hellen Fruchthof abgehoben. Wie dort ist eine Kopf- und eine Beckendarmhöhle entstanden mit einer vorderen und einer hinteren Darmpforte, von welchen jede nach der Höhle der Keimblase geöffnet ist.

Zu derselben Zeit erfolgt die Entwicklung des Amnion, welche bei den Säugethieren zuerst von Baer und Bischoff erkannt worden ist. An dem schematischen Durchschnitt sieht man, dass die ausserembryonale Leibeshöhle sehr weit geworden ist, indem sich das äussere Keimblatt mit dem fest anliegenden parietalen Mittelblatt in der Umgebung des Embryo in die Höhe gehoben und sich in Falten (*ks* u. *ss*) gelegt hat. Ueber den Kopf hat sich die vordere (*ks*), über den Schwanz die hintere Amnionfalte (*ss*) herübergeschlagen. Die beiden Scheiden liegen bei den Säugethieren dem Embryo so dicht auf, dass sie bei Betrachtung von der Fläche, zumal sie ausserordentlich durchsichtig sind, nicht leicht erkannt werden können.

Auf dem dritten Schema haben sich die Amnionfalten stark vergrössert und sind einander über dem Rücken des Embryo bis zur gegenseitigen Berührung ihrer Ränder entgegengewachsen. Der Verschluss des Sackes findet in einer etwas anderen Weise als beim Hühnchen statt. Anstatt in einer Längsnaht treffen sich die Ränder der Amnionfalten, wenigstens beim Kaninchen, etwa in der Mitte des Rückens an einer kleinen Stelle, wo sich längere Zeit eine rundliche Oeffnung im Sacke erhält. Das äussere Blatt der Amnionfalten, das in der Figur 3 an der Nahtstelle noch mit dem Amnionsack zusammenhängt, später aber sich von diesem ganz ablöst, stellt wie beim Hühnchen die seröse Hülle dar. Diese tritt als selbständige Bildung zuerst in der Umgebung des Embryo auf, während sie weiter nach abwärts noch mit dem Darmdrüsenblatt fest verbunden ist und mit ihm zusammen die hier nur zweiblätterige Wand der ursprünglichen Keimblase ausmacht.

Ausserdem lässt uns das dritte Schema noch die erste Anlage des Harnsacks (*al*) erkennen, der in der schon früher beschriebenen Weise (S. 221) aus der vorderen Wand des Hinterdarms hervorwächst und beim Kaninchen schon am neunten Tage als eine kleine, gestielte, sehr gefässreiche Blase bemerkt wird.

Das vierte Schema zeigt uns die Entwicklung der Eihüllen viel weiter gediehen. Das Prochorion ist durch Ausdehnung der ganzen Keimblase gesprengt worden und als besondere Hülle nicht mehr nachweisbar. Was wir nach aussen erblicken, ist die seröse Hülle, die sich in auffallender Weise verändert hat. Sie hat sich erstens vom Amnion vollständig abgelöst; doch ist hierbei zu bemerken, dass bei einigen Säugethieren und namentlich auch beim Menschen sich ein Verbindungs-

stiel zwischen beiden Hüllen an der Amnionnaht lange Zeit erhält. Zweitens ist die seröse Hülle überall vom Dottersack getrennt und umgibt als eine dünne Blase lose den Embryo mit seinen übrigen Hüllen. Es ist dieser Zustand dadurch herbeigeführt worden, dass das mittlere Keimblatt, das in Figur 3 nur die eine Hälfte der ursprünglichen Keimblase umwachsen hatte, sich nunmehr auch noch über die andere Hälfte ausgebreitet hat und in seine beiden Blätter aus einander gewichen ist. Dadurch hat sich die Wand des ausserembryonalen Theils der Keimblase nun vollständig wie beim Hühnchen in einen äusseren Sack, die seröse Hülle, und in den durch die Leibeshöhle von ihr getrennten Dottersack gespalten.

Uebrigens bestehen auch in dieser Hinsicht zwischen den Säugethieren Verschiedenheiten, indem bei einigen die seröse Hülle in mehr oder minder grosser Ausdehnung mit dem Dottersack dauernd verbunden bleibt. Das ist zum Beispiel beim Kaninchen der Fall.

Beim Kaninchen breitet sich das mittlere Keimblatt nur auf der dem Embryo zugewandten Hälfte des Dottersackes aus, der ursprünglich den grössten Theil der Keimblase ausfüllt. Es entwickelt sich in ihm ein Blutgefässnetz, das nach aussen durch eine Randvene (Fig. 160 *st*) scharf abgegrenzt ist. Die andere Hälfte des Dottersackes ist gefässlos und ist überall mit der serösen Hülle fest verbunden. Wenn dann später der Dottersack nach Resorption seines Inhalts zu schrumpfen beginnt, nimmt er eine pilzhutähnliche Form an (*ds*), indem sich seine gefässführende Hälfte (*fd*) gegen den gefässlosen, mit der serösen Hülle (*sh*) verwachsenen Abschnitt (*ed''*) einstülpt. Mit dem Darmnabel des Embryo bleibt er durch einen lang ausgezogenen Darmstiel (oder Dottergang), der dem Stiel des Pilzhutes vergleichbar ist, in Verbindung.

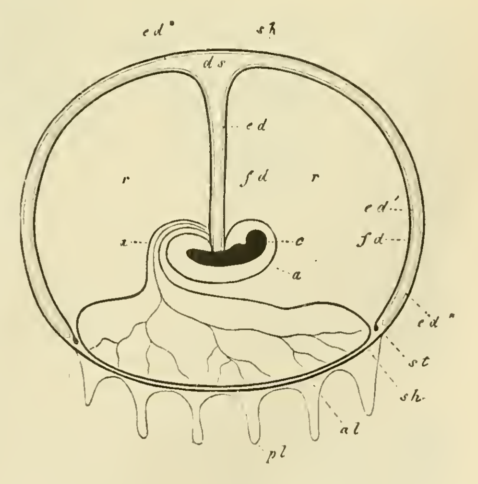


Fig. 160. **Schematischer Längsdurchschnitt durch ein Kaninchenei auf vorgeschrittenem Trächtigkeitsstadium** nach Bischoff.

e Embryo. *a* Amnion. *u* Urachus. *al* Allantois mit Blutgefässen. *sh* subzonale Membran. *pl* Zotten der Placenta. *fd* Gefässschicht des Dottersackes. *ed* Darmdrüsenblatt des Dottersackes. *ed'*, *ed''* innere und äussere Lamelle des den plattgedrückten Hohlraum des Dottersackes auskleidenden Darmdrüsenblattes. *ds* Höhle des Dottersackes. *st* Sinus terminalis. *r* der mit Flüssigkeit erfüllte Raum zwischen Amnion, Allantois und Dottersack.

Der durch Schrumpfung des Dottersacks in der Keimblase frei werdende Raum (*r*) wird nicht durch ein compensirendes Wachsthum des Amnion (*a*) und des Harnsacks (*al*), welche beide klein bleiben, ausgefüllt. Daher sammelt sich zwischen den einzelnen Eihüllen eine grössere Menge Flüssigkeit an. Der mit Flüssigkeit erfüllte Raum ist nichts Anderes als das Keimblasencoelom, die Leibeshöhle der Keimblase, die beim Kaninchen wie

bei keinem anderen Säugethier deutlich entwickelt ist. In sie hängt der Harnsack (*al*) als gestielte Blase frei hinein und hat sich mit einem Theil seiner Oberfläche an den mit dem Dottersack nicht verbundenen und vom Randsinus (*st*) umgrenzten Abschnitt der serösen Hülle (*sh*) angelegt. Dieser Abschnitt bildet sich allmählich zu einem Ernährungsorgan für den Embryo, zu der Placenta (*pl*), um, indem er durch die Gefässe der Allantois, die Nabelgefässe, eine reichliche Blutzufuhr erhält.

Später wird auch die übrige Oberfläche der Keimblase, an welcher sich die Nabelgefässe nicht ausbreiten, gefässhaltig. Es geschieht dies dadurch, dass die in dem pilzhutartigen Dottersack noch enthaltene eiweissreiche Flüssigkeit vollständig aufgesaugt wird, und dass in Folge dessen seine äussere gefässlose und seine innere eingestülpte gefässhaltige Wand auf einander zu liegen kommen und zu einer einzigen Membran verwachsen. Auf diese Weise wird beim Kaninchen die Keimblase an ihrer ganzen Oberfläche von zwei verschiedenen Seiten her mit Blut versorgt, der placentare Theil von den Gefässen des Harnsacks, der grössere Theil der Oberfläche von den in Rückbildung begriffenen Dottergefässen.

Betreffs der Amnionbildung beim Kaninchen, über welche VAN BENEDEN und JULIN sehr eingehende Untersuchungen angestellt haben, mag noch erwähnt werden, dass hier in höherem Grade als beim Hühnchen das mittlere Keimblatt im Bereich der vorderen Amnionfalte fehlt. Letztere besteht daher während längerer Zeit einzig und allein aus den beiden dicht zusammenschliessenden primären Keimblättern. VAN BENEDEN hat daher der Kopfscheide beim Kaninchen, solange an ihrer Bildung das innere Keimblatt Theil nimmt, den Namen des Proamnion gegeben. Später kommt es jedoch auch im Bereich des Kopfes beim Kaninchen zu einer Ablösung des Amnion vom Darmdrüsenblatt des Dottersacks.

Endlich ist in unserem Schema 4 noch eine dritte Veränderung an der serösen Hülle eingetreten. Durch Wucherung des Epithels sind zahlreiche, kleine Ausstülpungen oder Zöttchen auf ihrer nach aussen gekehrten Oberfläche entstanden. Man hat ihr daher, wenn sich diese Veränderungen vollzogen haben, den Namen des Chorion oder der Zottenhaut gegeben. Auch hier ist gleich hinzuzufügen, dass in der Zottenentwicklung keineswegs eine Uebereinstimmung zwischen allen Säugethieren herrscht. Bei den niedersten Ordnungen (Monotremen, Beutelthieren) bleibt die Oberfläche der Keimblase, wie bei den Vögeln und Reptilien, nahezu glatt. Es erhält sich daher bei ihnen während des Embryonallebens dauernd die seröse Hülle, während sie sich bei den übrigen Säugethieren zu einer Zottenhaut umbildet. Auf Grund dieser Verschiedenheiten hat KÖLLIKER die Säugethiere in Mammalia achoria und Mammalia choriata eingetheilt.

An den übrigen Eihäuten der Figur 159, 4 haben sich hauptsächlich nur Veränderungen in der Grösse vollzogen. Der Dottersack (*ds*), auf dessen ganzer Oberfläche sich jetzt die Dottergefässe ausbreiten, ist erheblich kleiner geworden und geht durch einen längeren, dünneren Stiel, den Dottergang (*dg*), in den embryonalen Darm über. Der Amnionsack (*am*) hat sich vergrössert und mit Flüssigkeit, dem Liquor amnii, erfüllt. Seine Wandungen setzen sich am Bauchnabel in die Bauchwand des Embryo fort. Die Allantois (*al*) ist zu einer blutgefässreichen, birnförmigen Blase geworden, die zwischen Darmstiel und Bauchnabel hindurch in die Leibeshöhle der Keimblase und bis zur serösen Hülle herangewuchert ist.

Besser als das Schema (Fig. 159, 4) gewährt uns die naturgetreue Abbildung eines Hundeembryos von 25 Tagen (Fig. 161) einen Einblick in den Zusammenhang der beiden blutgefässführenden Säcke, der Allantois und des Dottersacks, mit dem Darmcanal.

Der Embryo ist aus dem Chorion und dem Amnion herausgenommen. Die vordere Bauchwand ist zum Theil entfernt und dadurch der Hautnabel zerstört worden, der um diese Zeit schon ziemlich eng geworden ist. Der jetzt in ganzer Länge zu erblickende Darmcanal hat sich schon überall zu einem Rohr (*d*) geschlossen; etwa in seiner Mitte geht er vermittelst eines kurzen Dotterganges in den Dottersack (*ds*) über, der bei der Präparation aufgeschnitten worden ist. Ganz am Ende des Darmcanals setzt sich die Allantois (*al*) mit einer stielartigen Verengerung an.

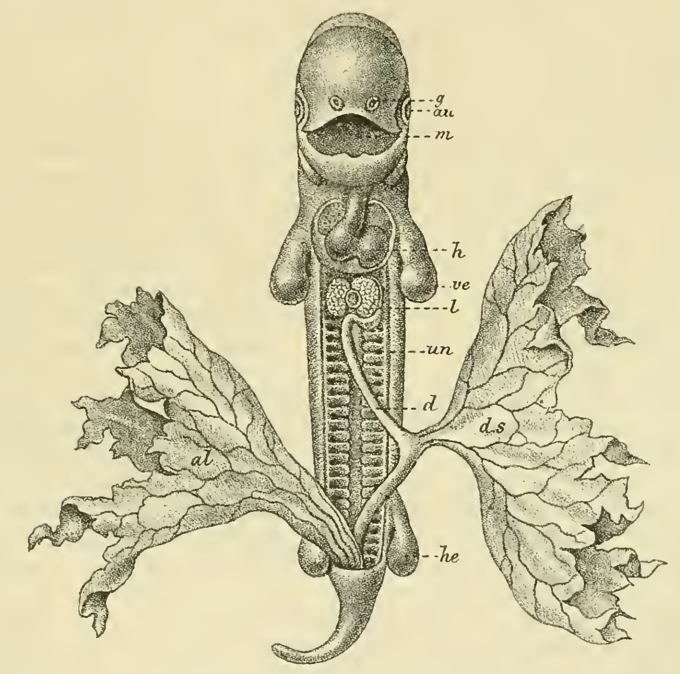


Fig. 161. **Embryo eines Hundes von 25 Tagen. 5 mal vergrössert, gestreckt und von vorn gesehen.** Nach Bischoff.

d Darmrohr. *ds* Dottersack. *al* Allantois, Harnsack. *un* Urniere. *l* Die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenterica dazwischen. *ve*, *he* vordere, hintere Extremität. *h* Herz. *m* Mund. *au* Auge. *g* Geruchsgrübchen.

Bis zu diesem Stadium liegt die Uebereinstimmung in der Entwicklung der Eihüllen bei Säugethieren, Vögeln und Reptilien klar zu Tage. Von jetzt ab aber wird der Entwicklungsgang bei den Säugethieren immer mehr ein abweichender, indem ein Theil der Eihäute in nähere Beziehungen zu der Schleimhaut der Gebärmutter tritt und sich so zu einem Ernährungsorgan für den Embryo umwandelt. Auf diese Weise wird ein Ersatz für den Ausfall des Dotters geschaffen.

Die interessanten Einrichtungen, welche zur intra-uterinen Ernährung dienen und namentlich von dem englischen Anatomen Turner und

neuerdings von Strahl in einer Reihe gründlicher, vergleichend-entwicklungsgeschichtlicher Arbeiten untersucht worden sind, bieten in den einzelnen Ordnungen der Säugethiere sehr grosse Verschiedenheiten dar: bald sind sie einfacher Art, bald entstehen complicirtere Organe, die man als Mutterkuchen oder Placenta bezeichnet hat. Da ihre Kenntniss uns das Verständniss der menschlichen Placenta erleichtern wird, wollen wir auf sie etwas ausführlicher eingehen.

In der Art und Weise, wie die Oberfläche der Keimblase zur Schleimhaut der Gebärmutter in Beziehung tritt, sind am zweckmässigsten 3 verschiedene Modificationen zu unterscheiden und danach die Säugethiere in 3 Gruppen einzutheilen:

in einer Gruppe erhält sich die seröse Hülle nahezu in ihrer einfachen, ursprünglichen Beschaffenheit,

in der zweiten Gruppe wandelt sie sich in eine Zottenhaut oder in das Chorion um, und

in der dritten Gruppe entsteht aus einem oder mehreren Abschnitten des Chorion ein Mutterkuchen.

Zu der ersten Gruppe gehören unter den Säugethieren nur die Monotremen und die Beutelthiere, deren Eihüllen im Allgemeinen ähnlich wie bei den Reptilien und Vögeln beschaffen sind. Gewöhnlich entbehrt bei den Beutelthieren die seröse Hülle gefässhaltiger Zotten. Dadurch, dass sie der blutgefässreichen Uterusschleimhaut fest aufliegt, ohne sich indessen inniger mit ihr zu verbinden, kann sie aus ihr vermittelst grosser, blasenartig gewordener Epithelzellen (Selenka) Ernährungsstoffe aufnehmen und an die weiter nach innen gelegenen, embryonalen Theile abgeben.

In der zweiten Gruppe der Säugethiere wird eine Vervollkommnung in der intra-uterinen Ernährung dadurch herbeigeführt, dass die seröse Hülle in ihrer Organisation eingreifende Veränderungen erfährt und sich so zu einer Zottenhaut oder einem Chorion umwandelt.

Erstens wird die seröse Hülle mit Blutgefässen versorgt, indem die Allantois an sie herantritt und mit ihrer Bindegewebsschicht, welche die Ausbreitung der Nabelgefässe enthält, an ihrer Innenfläche rings herumwuchert.

Zweitens beginnt die Epithelmembran in Falten und Zotten auszuwachsen, in welche alsbald auch blutgefässführende Fortsätze der Bindegewebsschicht eindringen. Durch diesen Process wird eine grössere resorbirende Oberfläche geschaffen.

Drittens verbinden sich die Schleimhaut der Gebärmutter und das Chorion inniger und fester unter einander; auch die Schleimhaut vergrössert ihre Oberfläche und erhält Gruben und Vertiefungen, in welche die Fortsatzbildungen des Chorion hineingreifen.

Alle diese Veränderungen haben keinen anderen Zweck als den Stoffwechsel zwischen mütterlichen und kindlichen Geweben zu erleichtern und zu einem recht ausgiebigen zu machen.

Derartig beschaffene Eihäute treffen wir bei den Schweinearten, den Perissodactylen, Hippopotamidae, Tylopoden, Traguliden, Sirenen und Cetaceen. Beim Schwein, das uns als Beispiel dienen soll, ist die Eiblase in Anpassung an die Form der Gebärmutter in einen spindelförmigen Schlauch umgewandelt. Dementsprechend sind auch die inneren embryonalen Anhänge, wie Dottersack und Allantois, in zwei lange Zipfel ausgezogen.

Auf der ganzen Oberfläche des Chorion haben sich, mit Ausnahme der beiden Zipfel des Schlauchs, Reihen von sehr gefässreichen Wülsten gebildet, die strahlenförmig von einzelnen glatten, runden Flecken der Membran ausgehen und auf ihrem Rande noch mit kleinen, einfachen Papillen bedeckt sind. Den Erhabenheiten und Vertiefungen des Chorion ist die Schleimhaut der Gebärmutter genau angepasst. Auch hier finden sich wie dort ähnliche kreisförmige, glatte Stellen, die noch insofern bemerkenswerth sind, als auf ihnen allein die schlauchförmigen Uterindrüsen zur Ausmündung gelangen. Bei der Geburt lösen sich die in einander gepassten Berührungsflächen von einander ab, ohne dass in der Schleimhaut der Gebärmutter Substanzverluste entstehen. Denn die Wülste und kleinen Papillen des Chorion lassen sich leicht aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Vertiefungen herausziehen.

In der dritten Gruppe hat sich zum Zweck der intra-uterinen Ernährung ein besonderes Organ, die Placenta oder der Mutterkuchen, entwickelt. Seine Entstehung ist dadurch veranlasst worden, dass einzelne Abschnitte des Chorion in Folge ungleicher Vertheilung und Grösse der Zotten eine verschiedene Beschaffenheit angenommen haben.

Ein Theil zeigt uns die Zotten entweder ganz geschwunden oder sehr verkümmert; die Oberfläche der Membran fühlt sich daher glatt an, ist arm an Blutgefässen oder entbehrt derselben vollständig.

Ein anderer Theil des Chorion enthält dicht zusammengedrängte Zotten, die ausserordentlich verlängert und mit zahlreichen, verzweigten Seitenästen besetzt sind; ferner empfängt er starke Blutgefässe, welche zu den Zottenbüscheln herantreten und sich in den feinsten Seitenästchen derselben mit ihren Endcapillaren ausbreiten; endlich ist er innigere Beziehungen mit der Schleimhaut der Gebärmutter eingegangen. Diese ist überall, wo sie an die Zottenbüschel anstösst, stark verdickt, sehr blutgefässreich und in lebhafter Wucherung begriffen. Sie schliesst zahlreiche, verzweigte, grössere und kleinere Hohlräume ein, in welche die Chorionzotten genau hineinpassen.

Das Ganze nennt man eine Placenta, und man unterscheidet an ihr den mit Zotten bedeckten Theil des Chorion als Placenta foetalis und den mit ihr verbundenen und ihr angepassten Theil der Uterusschleimhaut als Placenta uterina. Beide zusammen stellen ein Organ zur Ernährung des Embryo dar.

Man hat vielfach auch die Bezeichnung Placenta auf das gleichmässig mit kleinen Zöttchen bedeckte Chorion der Schweinearten etc. ausgedehnt und die Unterart einer diffusen Placenta hierfür aufgestellt. Im Interesse einer schärferen Begriffsbestimmung aber liegt es wohl, den Namen nur in der engeren Bedeutung, wie es hier geschehen ist, anzuwenden, und im anderen Fall nur von einer Zottenhaut oder einem Chorion zu sprechen.

Im Einzelnen zeigt die Placentabildung nicht unerhebliche Modificationen.

Einen besonderen Typus stellen die Wiederkäuer (Fig. 162 a) dar, deren Eiblase wie beim Schwein in 2 Zipfel ausgezogen ist. An ihrem Chorion (*Ch*) haben sich sehr viele kleine, fötale Placenten (C^2), die man hier auch Cotyledonen nennt, entwickelt. Ihre Zahl ist bei den einzelnen Arten eine sehr schwankende, 60 bis 100 bei dem Schaf und der Kuh, nur 5—6 bei dem Reh. Sie sind mit entsprechenden Verdickungen der Gebärmutterschleimhaut, den Placentae uterinae (C^1),

verbunden, doch nur in lockerer Weise, so dass schon ein leichter Zug genügt, um eine Trennung herbeizuführen und die Chorionzotten aus den zu ihrer Aufnahme dienenden Gruben, wie eine Hand aus dem Handschuh, herauszuziehen. Auch in dem Präparat, welches unserer Figur 162a zur Grundlage dient, sind kindliche und mütterliche Cotyledonen (C^2 und C^1) von einander getrennt, da die Gebärmutter (U) durch einen Schnitt geöffnet und eine Strecke weit vom Chorion (Ch) abgezogen worden ist.

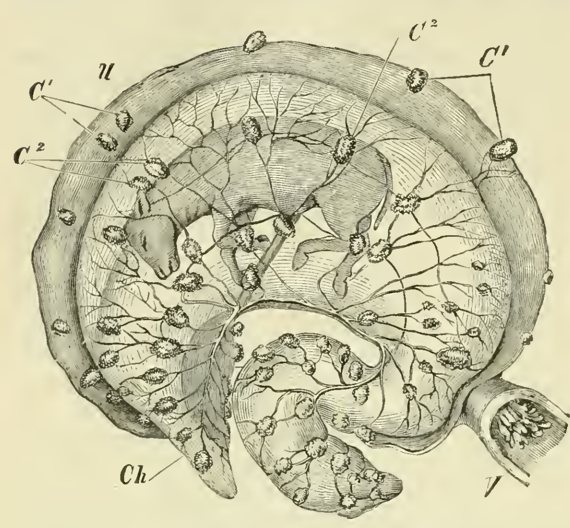


Fig. 162 a. **Gebärmutter einer Kuh, in der Mitte der Trächtigkeitsperiode geöffnet.** (Aus BALFOUR, nach COLIN.)

V Vagina. U Uterus. Ch Chorion. C^1 Cotyledonen des Uterus. C^2 fötale Cotyledonen.

Einen einzelnen Cotyledon der Figur 162a in wenig mehr als natürlicher Grösse zeigt uns Figur 162b. Die Wand der Gebärmutter (u) ist von dem Chorion (Ch) ein wenig abgezogen. In Folge dessen sind der mütterliche (C^1) und der fötale Theil (C^2) des Cotyledon theilweise von einander getrennt. An der Placenta uterina (C^1) gewahrt man zahlreiche kleine Grübchen, an der Placenta foetalis (C^2) die dicht zusammengedrängten, baumartig verzweigten Chorionzotten, die aus den Grübchen herausgelöst sind.

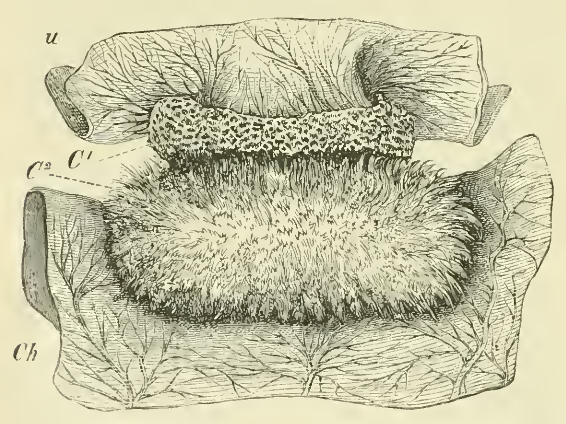


Fig. 162 b. **Cotyledon einer Kuh, die fötalen und mütterlichen Theile halb von einander abgelöst.** (Nach COLIN aus BALFOUR.)

u Gebärmutter. C^1 mütterlicher Theil des Cotyledon (Placenta uterina). Ch Chorion des Embryo. C^2 fötaler Theil des Cotyledon (Chorion frondosum oder Placenta foetalis).

Wie uns der schematische Durchschnitt Figur 163 lehrt, grenzen kindliche und mütterliche Gewebe in dem Mutterkuchen unmittelbar an einander. Die Zotten sind von abgeflachten Zellen, die Gruben der Schleimhaut von Cylinderzellen ausgekleidet; letztere entwickeln in ihrem Innern Fett- und Eiweisskörnchen; sie zerfallen zum Theil und tragen dadurch zur Entstehung einer milchigen Flüssigkeit bei, der

sogenannten Uterinmilch, welche sich aus der Placenta uterina auspressen lässt und zur Ernährung des Fötus dient. Zu beachten ist auch, dass bei den Wiederkäuern die Uterindrüsen nur in der Schleimhaut zwischen den Cotyledonen zur Ausmündung gelangen.

Bei allen übrigen Säugethieren, denen eine Placenta zukommt, wird die Durchwachsung kindlicher und mütterlicher Gewebe eine noch innigere. Gleichzeitig entwickelt sich hierbei ein so fester Zusammenhang, dass jetzt eine Ablösung des Chorion ohne Verletzung der Schleimhaut der Gebärmutter nicht mehr möglich ist. Bei der Geburt wird daher eine mehr oder minder beträchtliche, oberflächliche Schicht von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestossen. Den abgestossenen Theil bezeichnet man als die hinfällige Haut oder die Decidua.

Man fasst nun nach dem Vorschlag von Huxley alle Säugethiere, bei denen sich in Folge der besonderen Entwicklung des Mutterkuchens eine solche Haut bildet, als Mammalia deciduata oder kurzweg als Deciduata zusammen und stellt ihnen die übrigen Säugethiere, mit deren Placentabildung wir uns soeben beschäftigt haben, als die Indeciduata gegenüber.

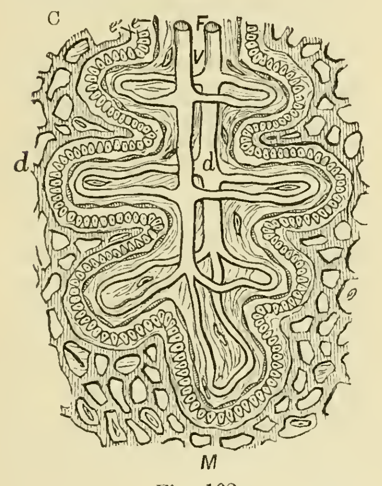


Fig. 163.

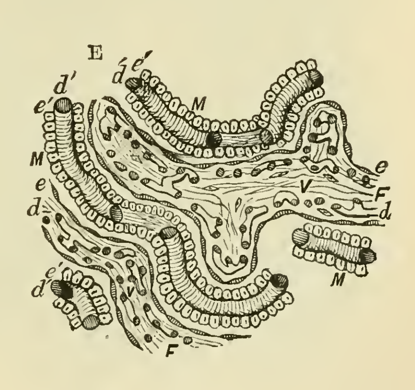


Fig. 164.

Fig. 163. **Schematische Darstellung des feineren Baues der Placenta einer Kuh** nach Turner.

F fötale, *M* mütterliche Placenta. *V* Zotte. *e* Epithel der Chorionzotte. *e'* Epithel der mütterlichen Placenta. *d* fötale, *d'* mütterliche Blutgefässe.

Fig. 164. **Schematische Darstellung des feineren Baues der Placenta von der Katze** nach Turner. Figurenbezeichnung wie in Fig. 163.

Bei den Säugethieren mit einer Decidua haben wir zwei Untertypen der Placenta zu unterscheiden, eine ringförmige und eine scheibenförmige, eine Placenta zonaria und eine Placenta discoidea.

Die Placenta zonaria ist den Raubthieren eigenthümlich. Die Eiblase besitzt hier gewöhnlich eine tonnenförmige Gestalt. Mit Ausnahme der beiden Pole, die eine glatte Oberfläche behalten, ist das Chorion in einer gürtelförmigen Zone mit zahlreichen Zotten bedeckt, die nach Art eines Baumes noch mit seitlichen Aesten besetzt sind.

In die verdickte Schleimhaut der Gebärmutter senken sich die verästelten Chorionzotten in verschiedenen Richtungen hinein, wodurch das Bild einer unregelmässigen Durchflechtung auf Durchschnitten entsteht (Fig. 164). Dabei findet nach den übereinstimmenden Angaben von Turner und Ercolani ein Eindringen in Uterindrüsen, wie von manchen Seiten behauptet wird, nicht statt. Doch scheint nach neueren Untersuchungen die Wahrheit in der Mitte zu liegen. Denn nach den Untersuchungen von Heinricius und Strahl an der Raubthierplacenta schliessen sich zwar „die gewucherten Drüsen der grösseren Mehrzahl nach gegen die Oberfläche der Uterinhöhle ab, und es müssen sich die eindringenden Zotten zumeist neue Wege bahnen, wenn das Ei sich mit der Uterinschleimhaut fester zu vereinigen beginnt, ein kleiner Theil aber dringt auch in offen gebliebene Drüsen ein.“ Und so unterscheidet denn Lüsebrink bei der Placenta vom Hund Primärzotten, die sich in Uterindrüsen einsenken, und Secundärzotten, die sich ihre eigenen Wege in der Uterusschleimhaut suchen.

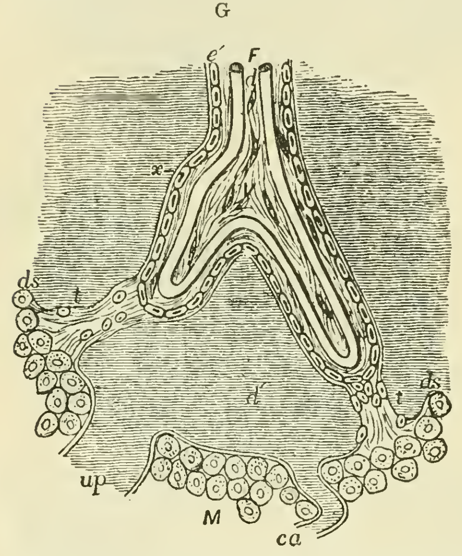


Fig. 165. **Schematische Darstellung des feineren Baues der menschlichen Placenta** nach der Hypothese von Turner.

F fötale, *M* mütterliche Placenta. *e′* Epithel der mütterlichen Placenta. *d* fötale, *d′* mütterliche Blutgefässe. *V* Zotte. *ds* Decidua serotina der menschlichen Placenta. *t*, *t* Trabekel der Serotina nach den fötalen Zotten hin verlaufend. *ca* gewundene Arterie, die sich in den Blutraum *d′* einsenkt. *up* eine aus ihm das Blut abführende Uteroplacentalvene. *x* eine nach aussen von der Epithelschicht *e′* sich ausbreitende Fortsetzung des mütterlichen Gewebes auf die Zotte, welches entweder das Endothel der mütterlichen Blutgefässe, oder ein zartes, zur Serotina gehöriges Bindegewebe, oder beides zugleich repräsentirt. Die Schicht *e′* besteht jedenfalls aus mütterlichen, von der Serotina herstammenden Zellen. Die fötale Epithelschicht ist an den Zotten der völlig ausgebildeten menschlichen Placenta nicht mehr zu sehen.

Auch über das schliessliche Schicksal des Epithels der Uteruswand bestehen Meinungsverschiedenheiten. Während nach Heinricius das Epithel ganz zu Grunde geht, bleibt es nach Turner vollständig, nach Strahl wenigstens theilweise erhalten, wobei seine Zellen zu einem kernreichen Syncytium verschmelzen; es bildet (Fig. 164 *e′*) eine Grenze zwischen den Zotten (*V*) und den mütterlichen Blutgefässen (*d′*), die sich zu Hohlräumen drei- bis viermal so weit als die fötalen Capillaren (*d*) ausgedehnt haben. Diese Ausweitung der mütterlichen Blutbahn ist für die Placentabildung bei den Deciduaten im Gegensatz zu derjenigen der Indeciduaten bedeutungsvoll.

Die zweite Form, die scheibenförmige Placenta, ist den Nagethieren, den Insectivoren, den Fledermäusen und Halbaffen, den Affen und dem Menschen eigenthümlich. Hier ist der zur Placentabildung verwandte Theil der Chorionoberfläche klein; zum Ausgleich hierfür aber sind die Zottenbäume (Fig. 165 *F*) am kräftigsten entwickelt; die Verbin-

dung zwischen Placenta uterina (*M*) und Placenta foetalis (*F*) ist die innigste; die mütterlichen Bluträume (*d'*) sind, beim Affen und beim Menschen wenigstens, so colossal wie sonst nirgends ausgeweitet, so dass die Chorionzotten (*F*) in sie direct hineingesenkt zu sein und unmittelbar von mütterlichem Blut umspült zu werden scheinen.

Da wir uns im nächsten Capitel mit der menschlichen Placenta, welche diesem Typus angehört, ausführlicher beschäftigen werden, mögen einstweilen diese wenigen Bemerkungen genügen. —

Ich schliesse diesen Abschnitt mit einem Hinweis auf die hohe systematische Bedeutung der embryonalen Anhangsorgane der Wirbelthiere. Dieselben bieten, wie wir gesehen haben, in den einzelnen Classen so grosse und auffällige Verschiedenheiten dar, dass eine Verwerthung für die Systematik, wie es von Milne-Edwards, Owen und Huxley geschehen ist, nahe lag.

Alle niederen Wirbelthiere, Amphioxus, Cyclostomen, Fische, Dipneusten und Amphibien, erhalten entweder gar keine Anhangsorgane oder einzig und allein als Ausstülpung des Darmrohrs einen Dottersack. Die Embryonen der Reptilien, Vögel und Säugethiere dagegen werden noch in zwei vergängliche, nur dem Embryonalleben eigenthümliche Häute eingehüllt, in das Amnion und in die seröse Hülle. Man hat sie daher als die Amnionthiere oder Amnioten zusammengefasst und ihnen die oben genannten Classen als Amnionlose oder Anamnia gegenübergestellt.

Unter den Amnionthieren ist wieder eine Zweitheilung vorzunehmen; auf der einen Seite stehen die eierlegenden Reptilien und Vögel, die Huxley zu den Sauropsiden vereinigt, auf der anderen Seite die Säugethiere (mit Ausnahme der Monotremen), bei welchen sich die Eier in der Gebärmutter entwickeln und nach der Geburt die Jungen noch durch das Secret von Milchdrüsen ernährt werden.

Bei den Säugethieren nehmen die Eihäute, indem sie sich mit der Schleimhaut der Gebärmutter zu einem Ernährungsorgan verbinden, eine noch complicirtere Beschaffenheit an und zeigen Modificationen, die sich wieder vortrefflich systematisch verwerthen lassen.

Bei Monotremen und Beutelthieren behält die äussere Eihaut nahezu eine glatte Oberfläche, wie bei den Reptilien und Vögeln; bei allen übrigen entstehen auf der Oberfläche des Chorion Zotten, welche in die mütterliche Schleimhaut hineinwachsen. Die einen hat Owen als Implacentalia, die übrigen als Placentalia bezeichnet. Besser sind die von Kölliker hierfür eingeführten Bezeichnungen Achoria und Choriata.

Bei den Choriata ist die Verbindung der Zotten mit der Schleimhaut entweder eine lockere oder eine feste; es bildet sich dementsprechend keine sich ablösende Schicht der Schleimhaut der Gebärmutter aus, keine Decidua, oder es entsteht eine solche in Folge innigerer Durchwachsung der Placenta uterina und der Placenta foetalis. Wir erhalten so die Mammalia indeciduata und die Mammalia deciduata. In jeder Abtheilung gibt es wieder zwei Untertypen der Zottenbildung. Bei den Indeciduaten sind die Zotten entweder gleichmässig über die Oberfläche vertheilt, oder sie sind zu mehr oder minder zahlreichen Gruppen (Placenten oder Cotyledonen) vereinigt, welche durch glatte Strecken des Chorion von einander getrennt werden. Bei den Deciduaten ist bei einem Theil die Placenta gürtelförmig, bei einem anderen Theil scheibenförmig gestaltet.

Zusammenfassung.

1) Bei den Säugethieren entwickelt sich in ähnlicher Weise wie bei den Reptilien und Vögeln ein Dottersack, ein Amnion, eine seröse Hülle, eine Allantois.

2) Mit Ausnahme der Monotremen und Beutelthiere bildet sich die seröse Hülle zu einem Chorion um, indem sie Zotten nach aussen hervortreibt, und indem die mit den Nabelgefässen versorgte Bindegewebsschicht der Allantois sich an ihrer Innenfläche ausbreitet und in die Zotten eindringt.

3) Bei einem Theil der Säugethiere wandeln sich einzelne Stellen der serösen Hülle, an welchen die Zotten mächtiger wuchern, Seitenäste treiben und sich in entsprechende Gruben der Schleimhaut der Gebärmutter einsenken, zu einer Placenta oder einem Mutterkuchen um (Cotyledonen genannt, wenn ihrer viele an einem Chorion entstanden sind).

4) Am Mutterkuchen unterscheidet man:
   - a) eine Placenta foetalis, d. h. den Theil des Chorion, der die Zottenbüschel entwickelt hat;
   - b) eine Placenta uterina, d. h. den Theil der Schleimhaut der Gebärmutter, der gewuchert und mit Vertiefungen zur Aufnahme der Placenta foetalis versehen ist.

5) Fötaler und mütterlicher Theil des Mutterkuchens können sich unter einander fester verbinden, was zur Folge hat, dass bei der Geburt auch eine grössere oder kleinere Strecke von der Schleimhaut der Gebärmutter mit abgestossen und als hinfällige Haut oder Decidua bezeichnet wird.

6) Auf Grund der Beschaffenheit der Eihüllen lässt sich folgende Eintheilung der Wirbelthiere aufstellen:

I. **Anamnia**, Amnionlose.
   (Amphioxus, Cyclostomen, Fische, Amphibien.)

II. **Amnioten**, Amnionthiere (mit Dottersack, Amnion, seröser Hülle, Allantois).
   - A. Sauropsiden. Eierlegende Amnionthiere.
     Reptilien und Vögel.
   - B. Säugethiere. Die Eier entwickeln sich bei allen mit Ausnahme der Monotremen in der Gebärmutter.
     - a) Achoria. Die seröse Hülle entwickelt keine oder nur wenige Zotten.
       Monotremen. Beutelthiere.
     - b) Choriata. Die seröse Hülle wird zur Zottenhaut (Chorion).

       Mammalia non deciduata:
       - 1) Mit gleichmässig zerstreuten Zotten.
         Perissodactyla, Suidae, Hippopotamidae, Tylopoda, Tragulidae, Cetacea etc.
       - 2) Placentalia. Die seröse Hülle ist streckenweise zu einem Mutterkuchen umgebildet.
         - α. Zahlreiche Cotyledonen.
           Ruminantia (Wiederkäuer).

       Mammalia deciduata.
         - β. Placenta zonaria.
           Carnivoren.
         - γ. Placenta discoidea.
           Affen, Nagethiere, Insectivoren, Fledermäuse.

Literatur.

Van Beneden *et* **Charles Julin.** *Recherches sur la formation des annexes foetales chez les Mammifères (Lapin et Cheiroptères). Archives de Biologie. Tome V. 1884.*

W. H. Caldwell. *Eierlegen der Monotremen. Referat in Schwalbe's Jahresbericht. 1886.*

Derselbe. On the arrangement of the embryonic membranes in Marsupial animals. Quart. Journ. of Microsc. Science. 1884.

Duval. *Le placenta des rongeurs. Journ. de l'anatomie et de la physiologie. 1890 u. 91.*

Eschricht. *De organis, quae nutritioni et respirationi foetus mammalium inserviunt. Hafniae 1837.*

Fleischmann. *Embryologische Untersuchungen. Heft II. 1891.*

Giacomini. *Materiali per la storia dello sviluppo del Seps chalcides. Monitore zoologico italiano. 1891 u. Anatom. Anz. 1891.*

Godet. *Recherches sur la structure intime du placenta du lapin. Inaugural-Dissertation. Neuveville 1877.*

W. Haacke. *Meine Entdeckung des Eierlegens der Echidna hystrix. Zoolog. Anzeiger 1884.*

Heinricius. *Ueber die Entwicklung und Structur der Placenta bei der Katze. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. 37. 1891.*

C. K. Hoffmann. *Ueber das Amnion des zweiblätterigen Keimes. Archiv f. mikr. Anat. Band 23.*

Hubrecht. *The placentation of Erinaceus europaeus with remarks on the phylogeny of the placenta. Studies zool. labor. Utrecht. Vol. I.*

Kölliker. *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. 1879. S. 261 bis 263 u. 360—361.*

Lüsebrink. *Die erste Entwicklung der Zotten in der Hundeplacenta. Anatom. Hefte von Merkel u. Bonnet. Bd. 1.*

Milne Edwards. *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux. Paris 1870.*

Julius Mauthner. *Ueber den mütterlichen Kreislauf in der Kaninchenplacenta mit Rücksicht auf die in der Menschenplacenta bis jetzt vorgefundenen anatomischen Verhältnisse. Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Math. naturw. Classe. Bd. LXVII. 3. Abth. 1873.*

Mitsukuri. *On the foetal membranes of Chelonia. Journ. of the College of sciences, imperial university Japan. Vol. IV. 1891.*

H. F. Osborn. *Observations upon the foetal membranes of the Opossum and other Marsupials. Quart. Journal of Microsc. Science. Vol. XVIII. 1883.*

Derselbe. The foetal membranes of the Marsupials. Journal of Morphology. Vol. I. 1887.

R. Owen. *Description of an impregnated uterus and of the uterine ova of Echidna hystrix. Annals and Magaz. of nat. hist. 1884.*

Ravn. *Ueber das Proamnion, besonders bei der Maus. Arch. f. Anatom. u. Physiolog. Anat. Abth. 1895.*

Selenka. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Das Opossum. 1887.*

Slavjansky. *Die regressiven Veränderungen der Epithelialzellen in der serösen Hülle des Kanincheneies. Berichte über die Verhandlungen der Königlich Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften zu Leipzig. Math.-phys. Classe. 1872. S. 247—252.*

H. Strahl. *Die Dottersackwand u. der Parablast der Eidechse. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. 45.*

Derselbe. Untersuchungen über den Bau der Placenta. V. Die Placenta von Talpa europaea. Anatomische Hefte von Merkel. Bd. 1.

Derselbe. Placenta und Eihäute. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte von Merkel u. Bonnet. 1892.

Turner. *On the placentation of the Apes with a comparison of the structure of their placenta with that of the human female. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1878. Vol. 169. Part. 1.*

Derselbe. Some general observations on the placenta with especial reference to the theory of evolution. The Journal of Anatomie and Physiology. 1877.

Hans Virchow. *Ueber das Epithel des Dottersackes im Hühnerei. Dissertation. Berlin. 1875.*

Derselbe. Der Dottersack des Huhnes. Internationale Beiträge zur wissenschaftlichen Medicin. Bd. I. 1891.

W. Waldeyer. *Die Placenta von Inuus nemestrinus. Sitzungsberichte der Königl. Preuss. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1889.*

Zahlreichere Literaturangaben über Eihäute der Säugethiere finden sich **Hoffmann**: *Grondtrekken der vergelijkende ontwikkelingsgeschiedenis etc. 1884.*

DREIZEHNTES CAPITEL.

Die menschlichen Eihüllen.

Die Erforschung der ersten Entwicklungsstadien des Menschen, die sich in den vier Anfangswochen der Schwangerschaft vollziehen, ist mit ausserordentlichen Schwierigkeiten verbunden. Nur sehr ausnahmsweise gelangt der Embryologe in den Besitz junger menschlicher Eier, sei es, dass dieselben bei einer Sektion in der Gebärmutter gefunden wurden oder als Fehlgeburten in die Hände eines Arztes geriethen. In letzterem Falle sind die Eier oftmals schon längere Zeit in der Gebärmutter abgestorben gewesen und in Folge dessen in Zersetzung begriffen. Endlich verlangt die gute Konservirung und genaue Untersuchung der kleinen und zarten Objecte einen nicht geringen Grad von Geschicklichkeit.

So erklärt es sich, dass wir über den Befruchtungs- und Furchungsprocess, die Keimblätterbildung, die erste Anlage der Körperform, der Eihüllen und einer grossen Anzahl von Organen keine einzige, den Menschen betreffende Beobachtung besitzen. Ueber diesen ganzen Zeitabschnitt sind wir auf Schlüsse angewiesen, die sich aus der Entwicklung anderer Säugethiere ergeben. So nehmen wir an, dass die Befruchtung normaler Weise in dem erweiterten Anfangstheil der Eileiter stattfindet, dass hier Samenfäden, die sich vielleicht Tage und Wochen lang in den weiblichen Geschlechtsorganen lebend erhalten, das aus dem Eierstock austretende Ei erwarten, dass letzteres bereits gefurcht in die Höhle der Gebärmutter eintritt, sich in der Schleimhaut festsetzt und in den ersten Wochen der Schwangerschaft Keimblätter, die äussere Körperform und die Eihüllen nach den für die Säugethiere bekannten Regeln bildet.

Einige, wenn auch sehr dürftige Anhaltspunkte, gewinnen wir erst vom Ende der zweiten Woche an. In der Literatur ist eine geringe Anzahl von Eiern beschrieben worden, die meist von Fehlgeburten herrühren und deren Alter man auf 12—15 Tage geschätzt hat. Hierher gehören zwei von ALL. THOMPSON beschriebene Eier und die von SCHRÖDER V. D. KOLK, HENNIG, REICHERT, BREUSS, BEIGEL und LÖWE, sowie von AHLFELD, KOLLMANN, FOL, Graf SPEE, MALL etc. publicirten Fälle. Die Keimblasen maassen 5—6 mm im Durchmesser.

Bei kritischer Vergleichung der Befunde können wir zwei Thatsachen als sicherstehend betrachten.

Erstens. Am Ende der zweiten Woche liegt die Keimblase nicht mehr frei in der Höhle der Gebärmutter, sondern ist in eine besondere,

durch Wucherung der Schleimhaut entstandene Kapsel eingeschlossen. Ueber die Bildung derselben hat man seither keine Beobachtung zu machen Gelegenheit gehabt. Einer Hypothese SHARPEY's folgend, welche durch REICHERT etwas modificirt worden ist, nimmt man jetzt allgemein an, dass das Ei bei seinem Eintritt in die Gebärmutter sich in eine Vertiefung der gewulsteten und in Umbildung zur Decidua begriffenen Schleimhaut einbettet. Die Ränder der Grube wachsen hierauf bald um die Keimblase rings herum und verschmelzen unter einander zu einer geschlossenen Fruchtkapsel. Die Verschmelzung findet an einer der Anheftung gegenüber liegenden Stelle statt, die als narbenähnlich bezeichnet worden ist und der Gefässe entbehrt, während solche ebenso wie die Uterindrüsen im übrigen Theil der herumgewucherten Schleimhaut vorkommen. In dem Behälter liegt die Keimblase jetzt und noch bis in den Anfang des zweiten Monats locker eingeschlossen; sie kann nach seiner Eröffnung leicht und ohne Verletzung herausgelöst werden.

Während bei den Säugethieren nur derjenige Theil der Gebärmutterschleimhaut, welcher zur Placentabildung beiträgt, abgestossen wird, findet beim Menschen eine viel ausgebreitetere Abstossung der oberflächlichsten Schicht, nämlich an der ganzen Innenfläche der Uterus-

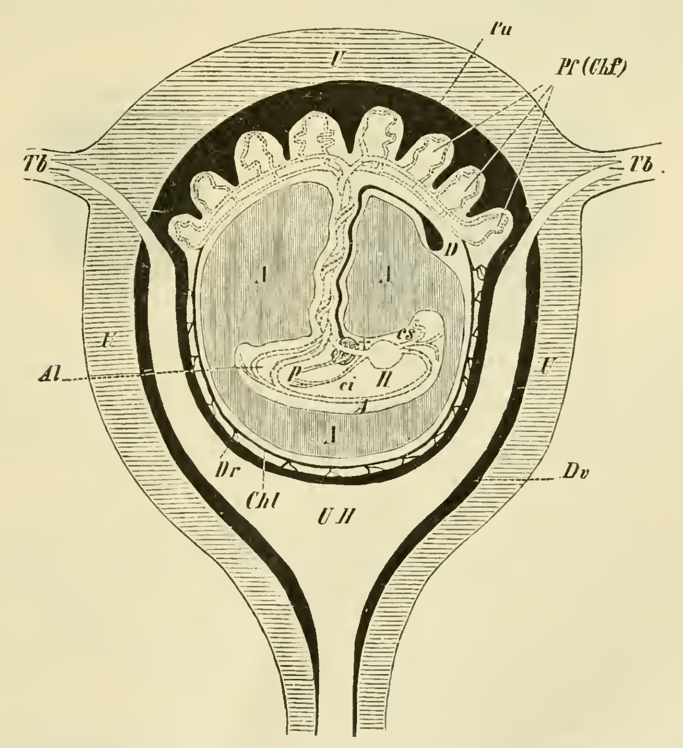


Fig. 166. **Schematisches Durchschnittsbild durch die schwangere Gebärmutter eines Menschen** aus WIEDERSHEIM.

U Gebärmutter. *Uh* Höhle derselben. *Tb* Tube. *Dv*, *Dr* Decidua vera, Decidua reflexa. *Pu* Placenta uterina (Decidua serotina). *Pf* Placenta foetalis oder Chorion frondosum (*Chf*). *Chl* Chorion laeve. *A* mit Fruchtwasser erfüllte Höhle des Amnion. *D* Dotterbläschen; im Embryo sieht man die Nabelgefässe (*Al*). † die von der Vena umbilicalis durchsetzte Leber. *H* das Herz. *A* die Aorta. *ci* und *cs* die Vena cava inferior und superior. *p* Vena portarum.

höhle, statt. Man bezeichnet auch hier den sich ablösenden Theil als hinfällige Haut oder Decidua und unterscheidet an ihr drei Bezirke (Fig. 166), den um die Eiblase herumgeschlagenen Theil als Decidua reflexa (*Dr*), den Theil, welcher den Grund der Grube bildet, in der sich das Ei festgesetzt hat, als Decidua serotina (*Pu*) und den übrigen Theil als Decidua vera (*Dv*).

In der Reflexa lernen wir eine Bildung kennen, welche in dieser vollständigen Weise nur den Menschen und den Affen zukommt, während Anfänge einer solchen sich auch in anderen Abtheilungen, wie z. B. bei den Carnivoren, finden. Da die Fruchtkapsel Anfangs die Höhle der Gebärmutter nicht vollständig ausfüllt, bleibt zwischen der Reflexa und Vera ein mit Schleim erfüllter Raum übrig.

Ein zweites und in mancher Hinsicht auffälliges Ergebniss ist, dass schon bei sehr jungen und kleinen Keimblasen, wie alle Befunde in übereinstimmender Weise lehren, ein wohlentwickeltes und zottenreiches Chorion angelegt ist.

Die Zotten sind entweder über die ganze Oberfläche des Eies verbreitet, oder sie lassen, wie in dem Reichert'schen Fall (Fig. 167 *A* u. *B*), zwei entgegengesetzte Pole der Keimblase frei. Sie erreichen eine Länge von 1 mm und stellen theils einfach cylindrische Erhebungen dar, theils sind sie schon mit seitlichen Aesten besetzt. Mit der Decidua

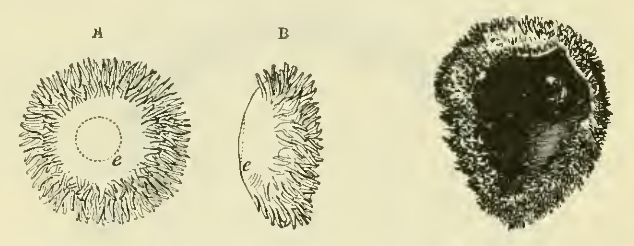


Fig. 167. **Das menschliche Ei auf früher Entwicklungsstufe.** (Aus Quain's Anatomie.)

A und *B* Vorder- und Seitenansicht eines von Reichert abgebildeten menschlichen Eies von 12—13 Tagen. *e* der von Reichert als Embryonalfleck bezeichnete Theil.

C ein Ei von 4—5 Wochen, den allgemeinen Charakter der Zottenhaut vor der Bildung der Placenta zeigend. Ein Theil der Wandung des Eies ist entfernt, um den Embryo in situ zur Ansicht zu bringen. (Nach Allen Thompson.)

sind sie an keiner Stelle Verwachsungen eingegangen. Wie das Chorion selbst, bestehen sie aus zwei Schichten, aus einer oberflächlichen, von der serösen Hülle abstammenden Epithellage, über welche namentlich Ahlfeld und Kollmann sehr bestimmte und zuverlässige Angaben gemacht haben, und aus einer Schicht von embryonalem Gallertgewebe, welches sich in die Achse der Zotten hinein erstreckt und schon hie und da auch Blutgefässe zu führen scheint.

Leider haben wir durch Untersuchung dieser jüngsten aller menschlichen Embryonen über die im Innern des Chorion gelegenen Gebilde, über die übrigen Eihäute und die Embryonalanlage selbst, nichts erfahren. Entweder waren die Eier schon mehr oder minder pathologisch verändert, oder es war der Inhalt in Folge der Conservirung und bei der Präparation in erheblicher Weise beschädigt worden. Jedenfalls glaube ich mit anderen Forschern aus dem Zustand des Chorion schliessen zu dürfen, dass der Embryo sich schon auf einem vorgerückteren Stadium,

in welchem Keimblätter, Dottersack und Amnion gebildet waren, befunden haben müsse.

Die eben gemachte Annahme liegt um so näher, als von Keimblasen, die nur um wenige Millimeter grösser waren, schon wohl entwickelte Embryonen von COSTE, ALLEN THOMPSON, HIS u. A. beschrieben worden sind. In diesen Fällen ist der Embryo nur mit dem Kopfende etwas deutlicher vom Dottersack abgesetzt, der fast in ganzer Ausdehnung mit der Darmanlage zusammenhängt. Das Nervenrohr ist noch nicht geschlossen, das Amnion aber trotzdem vollständig vorhanden, und zwar liegt es dem embryonalen Körper fast unmittelbar auf und steht an seinem hinteren Ende mit dem Chorion durch einen kurzen Strang in Verbindung, der zu der Anlage der Allantois Beziehung hat und von HIS Bauchstiel genannt worden ist.

Auch bei dem in Fig. 168 abgebildeten, nur wenig älteren Embryo von COSTE, bei welchem das Nervenrohr geschlossen, der Leib deutlich segmentirt (*us*), der Kopf mit Visceralbögen (*vb*) versehen und hinter ihm das Herz (*h*) zu erkennen und der Dottersack (*ds*) weiter abgeschnürt ist, findet sich ein kurzer Bauchstiel (*bst*) vor. Er setzt sich aus dem in einen Zipfel ausgezogenen Amnion (*am*[1]) und aus einem Bindegewebsstrang zusammen, der von der Bauchfläche des Embryo und aus der Beckendarmhöhle entspringt und in seinem Anfang einen kleinen Hohlraum (die Allantois) einschliesst und die Allantoisgefässe aus der Beckendarmhöhle zum Chorion heranführt.

Fig. 168. **Menschlicher Embryo mit Dottersack, Amnion und Bauchstiel von 15—18 Tagen** nach COSTE aus HIS (Menschliche Embryonen).

HIS hat das untere Körperende gegen das Original etwas gedreht, um das in COSTE's Figur 4 von links her dargestellte Körperende zur Anschauung zu bringen. Das Chorion ist abgetrennt bei *am*[1]. *am* Amnion, *am*[1] die in einen Zipfel verlängerte Ansatzstelle des Amnion an das Chorion. *bst* Bauchstiel. *Sch* Schwanzende. *us* Ursegmente. *dg* Dottergefässe. *ds* Dottersack. *h* Herz. *vb* Visceralbogen.

Der Strang ist eine für den menschlichen Embryo charakteristische Bildung, deren Entstehung sich meiner Meinung nach in folgender Weise erklären lässt:

Wie der COSTE'sche Embryo zu lehren scheint, hängt die Entstehung des Bauchstiels in erster Reihe mit einer etwas abweichenden Bildung des Amnion zusammen. Aus dem Umstand, dass es nach hinten zipfelförmig (Fig. 168 *am*[1]) ausgezogen ist und mit der Spitze bis an das Chorion heranreicht, geht hervor, dass sein Verschluss beim menschlichen Embryo ganz am hinteren Ende des Körpers stattfindet und dass dabei gleichzeitig an der Verschlussstelle sich eine Verbindung mit dem Chorion dauernd erhält.

In zweiter Reihe betheiligt sich an der Bildung des Bauchstiels die Allantois, deren beim Menschen etwas abweichende Entwicklung vielleicht mit der eben erwähnten Eigenthümlichkeit in der Bildung des Amnion in einem inneren Zusammenhang steht. Es ist daher hier am Platze, etwas näher auf die in früherer Zeit einst lebhaft erörterte Allantoisfrage beim Menschen einzugehen.

Da bei den Säugethieren die Allantois (Fig. 169 *al*) eine grosse, gestielte Blase darstellt, die aus dem Bauchnabel hervorwuchert, bis sie sich an die seröse Hülle (*sz*) anlegt und ihr nebst Bindegewebe die Nabelgefässe zuführt, war man immer und immer wieder bemüht, eine solche Bildung auch bei menschlichen Embryonen aufzufinden. Der Beweis ihrer Existenz beim Menschen schien durch einen frühzeitigen Embryo geliefert zu sein, an welchem Krause eine kugelige, sackförmige Allantois beschrieb.

Der Krause'sche Embryo bietet aber in verschiedener Hinsicht solche Abweichungen von anderen bekannten menschlichen Embryonen des entsprechenden Stadiums dar, dass von vielen Seiten die Angaben mit grossem Zweifel aufgenommen wurden und von His die Vermuthung ausgesprochen werden konnte, es handele sich in diesem Falle überhaupt nicht um einen menschlichen Embryo.

Bei kritischer Prüfung des einschlägigen Materials bin ich gleichfalls der Ansicht, dass es beim Menschen nicht zur Entwicklung einer frei aus der Leibeshöhle heraushängenden Allantoisblase kommt.

Wie aus den schönen Untersuchungen menschlicher Embryonen von His hervorgeht, findet man an Querdurchschnitten den Bauchstiel zusammengesetzt:

1) aus der zipfelförmigen Verlängerung des Amnion,
2) unterhalb derselben aus reichlich entwickeltem, embryonalem Bindegewebe,
3) aus der Allantoisanlage, die nur einen sehr engen, vom Epithel ausgekleideten Gang darstellt,
4) aus den Nabelgefässen, von welchen die Arterien dem Allantoisgang dicht anliegen, während die Venen näher dem Amnion verlaufen.

Bei der Frage, wie sind diese Theile entstanden, scheint mir die naturgemässeste Erklärung diejenige, welche sich an die von anderen Säugethieren bekannten Verhältnisse anschliessen lässt. Es ist nun ein solcher Anschluss möglich bei folgender Annahme:

Sehr frühzeitig, wenn der Enddarm sich eben anzulegen beginnt, entsteht an seiner ventralen Seite als Anlage der Allantois ein zellenreicher Höcker, der nur eine kleine Ausstülpung des Darmdrüsenblattes einschliesst. Der Allantoishöcker wächst aber nicht frei, wie bei den übrigen Säugethieren (Fig. 169 *al*) in die Leibeshöhle hinein, sondern wuchert an der ventralen Bauchwand und von ihrer Umschlagsstelle in das Amnion an der ventralen Wand des letzteren (Fig. 168 am^1) bis zur Anheftungsstelle am Chorion hin. Die Ausstülpung des Darmdrüsenblattes verlängert sich hierbei zum engen Allantoisgang; eine mächtige Bindegewebswucherung führt die Nabelgefässe mit sich zum Chorion heran, breitet sich dann in der bekannten Weise an seiner Innenfläche aus und dringt in die Zotten der serösen Hülle hinein.

Es benutzt also die Allantois bei ihrer Entwicklung, anstatt frei an die seröse Hülle heranzuwachsen, die schon vorhandene Verbindung,

welche zwischen ihr und dem Embryo durch das zipfelförmig verlängerte Amnion (am^1) hergestellt wird. Dieser Entwicklungsmodus aber lässt sich vielleicht daraus herleiten, dass das hintere Ende des Embryo beim Menschen, wie Figur 168 zeigt, durch die Nahtstelle des Amnion dicht an der serösen Hülle fixirt ist, wodurch die Allantois bis zu dieser nur eine kurze Strecke zu wuchern hat.

Das frühzeitige Auftreten der Allantois endlich wird uns verständlich erscheinen, wenn wir uns daran erinnern, dass Organe von hoher physiologischer Wichtigkeit im Allgemeinen die Tendenz zu einer beschleunigteren Entwicklung haben, und dass in der Reihe der Säugethiere die Vorkehrungen zur Ernährung des Embryo durch eine Placenta immer vollkommener werden.

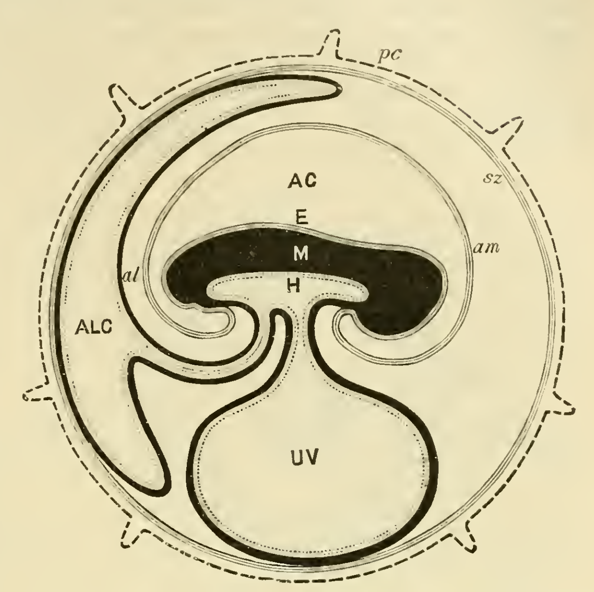


Fig. 169. **Schema der Eihäute eines Säugethieres** nach TURNER.

pz Zona pellucida mit Zotten. *sz* seröse Hülle. *am* Amnion. *AC* Amnionhöhle. *UV* Dottersack. *al* Allantois. *ALC* Allantoishöhle. *E* äusseres Keimblatt. *M* mittleres Keimblatt. *H* Darmdrüsenblatt.

Während über die ersten Anfänge der menschlichen Entwicklung noch viel Dunkel verbreitet ist, besitzen wir befriedigendere Einblicke in die Veränderungen, welche die embryonalen Hüllbildungen beim Menschen von der dritten Woche an erleiden.

Wir wollen von jetzt ab jede einzelne Eihülle für sich betrachten, zuerst die aus der Keimblase sich entwickelnden Gebilde: 1) das Chorion, 2) das Amnion, 3) den Dottersack, alsdann 4) die von der Schleimhaut der Gebärmutter gelieferten Deciduae, endlich 5) den Mutterkuchen und 6) die Nabelschnur.

1. Das Chorion.

Das Chorion ist in den ersten Wochen der Schwangerschaft auf seiner ganzen Oberfläche mit Zotten bedeckt (Fig. 159 5 Seite 229 und Fig. 167) und mit Endästen der Nabelgefässe versehen. Nachdem sein Wachsthum eine Zeit lang gleichmässig fortgeschritten ist, beginnen vom Anfang des dritten Monats an sich Unterschiede auszubilden zwischen dem Theil, welcher der Uteruswand, die zur Decidua serotina wird, direct anliegt, und zwischen dem übrigen grösseren Theil, welcher von der Decidua reflexa umwachsen worden ist (Fig. 170). Während an diesem die Zotten (z') in ihrem Wachsthum einen Stillstand erfahren,

nehmen sie an jenem ausserordentlich an Grösse zu und gestalten sich zu langen und an ihrer Basis dicken, baumartig verzweigten Gebilden (*z*), die weit über die Oberfläche der sie tragenden Membran, zu Büscheln vereint, hervorspringen und in Gruben der mütterlichen Schleimhaut (*ds*) hineinwachsen. Man unterscheidet daher diesen Theil, mit dem wir uns bei Untersuchung der reifen Placenta noch genauer beschäftigen werden, als Chorion frondosum von dem übrigen Abschnitt, dem Chorion laeve oder dem glatten Chorion.

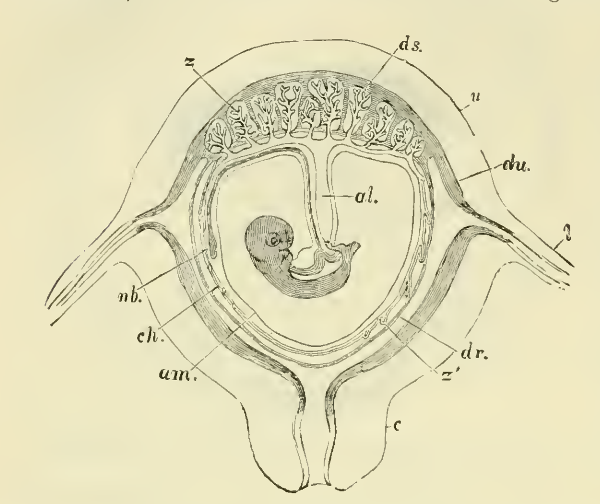


Fig. 170. **Schematischer Schnitt durch die schwangere menschliche Gebärmutter mit darin liegendem Embryo** nach LONGET (aus BALFOUR).

al Allantoisstiel. *nb* Nabelbläschen. *am* Amnion. *ch* Chorion. *ds* Decidua serotina. *du* Decidua vera. *dr* Decidua reflexa. *l* Eileiter. *c* Cervix uteri. *u* Uterus. *z* Zotten der Placenta foetalis. *z'* Zotten des Chorion laeve.

Der Ausdruck „glattes Chorion" ist streng genommen nicht ganz zutreffend. Von den anfangs überall entwickelten Zöttchen bleiben auch später einige auf dem Chorion laeve erhalten, namentlich in der Umgebung des Mutterkuchens. Sie wuchern in die Decidua reflexa hinein, eine feste Verbindung mit ihr bewerkstelligend (Fig. 170 *z'*).

Gleichzeitig hat sich noch ein zweiter Gegensatz zwischen Chorion frondosum und Chorion laeve ausgebildet. Im Bereich des letzteren beginnen die von den Arteriae umbilicales abstammenden Blutgefässe mehr und mehr zu verkümmern, während ersteres immer reicher mit Blutgefässen versorgt wird und schliesslich allein die Endausbreitung der Arteriae umbilicales trägt. So wird der eine Abschnitt gefässleer, der andere ausserordentlich gefässreich und Ernährungsorgan des Embryo.

In histologischer Hinsicht besteht das Chorion laeve, das bei Betrachtung von der Fläche dünn und durchscheinend ist, 1) aus einer Bindegewebsmembran und 2) aus einer Epitheldecke, welche mit der ursprünglichen serösen Hülle identisch ist.

Die bindegewebige Membran besitzt zuerst die Charaktere des embryonalen Schleimgewebes, zeigt daher in einer homogenen Grundsubstanz verzweigte, sternförmige Zellen. Später wandelt sich das Schleimgewebe wie an anderen Stellen des Körpers in faseriges Bindegewebe um.

Das Epithel des Chorion besteht in den ersten Monaten nach den Angaben von KASTSCHENKO, SEDGWICK MINOT, KUPFFER, SELENKA, KEIBEL, KOSSMANN, STRAHL u. A. aus zwei Schichten, einer oberflächlichen Schicht, in welcher keine Zellgrenzen sichtbar sind (protoplasmic layer), und einer tieferen Schicht, in welcher die einzelnen Zellen deutlich ge-

trennt sind. Weitere Angaben über Herkunft und Bedeutung der zwei Schichten folgen bei Beschreibung der Placenta.

Die vom Chorion umschlossenen embryonalen Anhänge, Amnion und Dottersack, erleiden beim Menschen während der Schwangerschaft folgende Veränderungen:

2. Das Amnion.

Das Amnion (*am*) liegt gleich nach seiner Entstehung der Oberfläche des Embryo (Fig. 168) dicht auf, dehnt sich aber bald aus, indem sich Flüssigkeit, der Liquor amnii, in seiner Höhle ansammelt (Fig. 159 [5]). Es vergrössert sich in weit stärkerem Maasse als bei anderen Säugethieren, bei denen es oft kleiner als die Allantoisblase angetroffen wird (vergleiche Eihüllen des Kaninchens, Figur 160); schliesslich füllt es beim Menschen die ganze Eiblase aus, indem es sich überall der Innenwand des Chorion (*ch*) dicht anschmiegt (Fig. 170).

Seine Wand ist ziemlich dünn und durchscheinend und besteht wieder, wie das Chorion, aus einer Epithel- und einer Bindegewebsschicht.

Das Epithel, aus dem äusseren Keimblatt hervorgegangen, kleidet die Amnionhöhle von innen aus und geht am Hautnabel in die Epidermis des Embryo über; an der Uebergangsstelle ist es geschichtet, sonst eine einfache Lage von Pflasterzellen. Die Bindegewebsschicht ist dünn und hängt am Nabel mit der Lederhaut zusammen.

Das Amnion- oder Fruchtwasser ist schwach alkalisch und enthält etwa 1 % feste Bestandtheile, unter welchen Eiweiss, Harnstoff und Traubenzucker gefunden werden. Seine Menge ist im sechsten Monat der Schwangerschaft am bedeutendsten und beträgt oft nicht weniger als ein Kilo, hierauf nimmt es bis zur Geburt etwa um die Hälfte in demselben Maasse ab, als der Embryo durch ein stärkeres Wachsthum mehr Raum für sich beansprucht. Unter abnormen Verhältnissen kann die Ausscheidung des Fruchtwassers eine noch bedeutendere werden und unter beträchtlicher Ausdehnung des Amnion zu Zuständen führen, die man als Wassersucht desselben oder als Hydramnion bezeichnet hat.

3. Der Dottersack.

Der Dottersack oder das Nabelbläschen (Vesicula umbilicalis) schlägt beim Menschen eine entgegengesetzte Entwicklungsrichtung als das sich immer mehr vergrössernde Amnion ein und schrumpft zu einem der Beobachtung sich leicht entziehenden Gebilde zusammen.

Bei den menschlichen Früchten der zweiten und dritten Woche (Fig. 168) füllt der Dottersack (*ds*) die Keimblase etwas mehr als zur Hälfte aus und ist von dem noch als Rinne vorhandenen Darm nicht abgegrenzt.

An etwas älteren Embryonen (Fig. 171) ist er ein ziemlich ansehnliches, ovales Bläschen, das durch einen kurzen, dicken Stiel oder Dottergang mit der Mitte der jetzt zum Rohr umgewandelten Darmanlage verbunden ist. Durch die Vasa omphalomesenterica wird er mit Blut versorgt.

In der sechsten Woche ist der Dottergang oder Ductus omphaloentericus zu einem langen, dünnen Rohr ausgewachsen, welches früher oder später seinen Hohlraum verliert und sich zu einem soliden Epithelstrang umgestaltet. Ihm sitzt das kleine Nabelbläschen, welches von jetzt ab, zumal im Vergleich zu dem stark wachsenden Embryo, immer unscheinbarer wird, als eiförmiges Gebilde an (Fig. 166 *D* und 170 *nb*). Da jetzt das Amnion in Folge stärkerer Ansammlung von Flüssigkeit

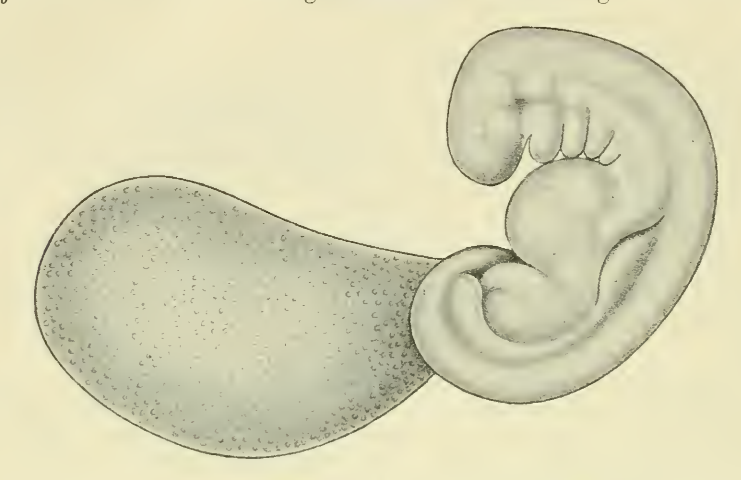


Fig. 171. **Menschlicher Embryo aus der vierten Woche.** Geschenk des Herrn Prof. Veit. Gezeichnet von Dr. Kopsch.

die ganze Keimblase ausfüllt (Fig. 170), hat es den Dottergang und den Allantoisstrang (*al*) gemeinsam eingehüllt und gleichsam mit einer Scheide (Amnionscheide) umgeben. Das so entstandene Gebilde, der Nabelstrang, Funiculus umbilicalis, stellt jetzt die einzige Verbindung dar zwischen dem in der Amnionflüssigkeit frei schwimmenden Embryo und der Wand der Keimblase. Seine Anheftung an letzterer fällt stets zusammen mit der Stelle, an welcher sich der Mutterkuchen entwickelt.

Das Nabelbläschen ist durch die Vergrösserung des Amnion ganz an die Oberfläche der Keimblase gedrängt, wo es zwischen Amnion (*am*) und Chorion (*ch*) in einiger Entfernung von der Ansatzstelle des Nabelstranges eingeschlossen ist. Hier erhält es sich bis zur Zeit der Geburt, wenn auch in einem ganz rudimentären Zustand. Nur bei sorgsamer Untersuchung ist es gewöhnlich mehrere Centimeter vom Rande der Placenta entfernt aufzufinden. Im längsten Durchmesser misst es nur 3 bis 10 mm. So konnte in älteren Lehrbüchern der Anatomie, Physiologie und Entwicklungsgeschichte die Angabe entstehen, dass beim Menschen zuletzt die Vesicula umbilicalis als ein unnöthiges Gebilde verschwinde, bis durch B. Schultze die Constanz ihres Vorkommens erwiesen wurde.

4. Die Deciduae.

Die Deciduae oder hinfälligen Eihäute nehmen ihre Entstehung aus der Schleimhaut der Gebärmutter, die ihre Structur während der Schwangerschaft in einem sehr hohen Grade verändert.

Im Zustand der Ruhe stellt die Schleimhaut eine etwa 1 mm dicke weiche Schicht dar, welche der Muskulatur (*M*) der Gebärmutter, der hier eine Submucosa fehlt, unmittelbar und unverschiebbar aufsitzt (Fig. 172). Sie wird von zahlreichen tubulösen Uterindrüsen (Glandulae utriculares, *Gl. u*) durchsetzt, die mit kleinen Oeffnungen an der Oberfläche beginnen und dicht bei einander in geschlängeltem Verlaufe bis zur Muskulatur (*M*) gerade herabziehen, um daselbst häufig dichotom getheilt zu enden.

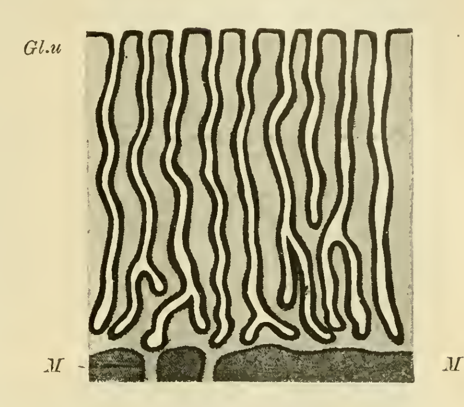


Fig. 172. **Querschnitt durch die Schleimhaut der Gebärmutter** nach KUNDRAT und ENGELMANN.

Gl.u Uterindrüsen. *M* Muskelschicht der Gebärmutter.

Schleimhaut und Drüsen werden von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidet. Das die Drüsen trennende Bindegewebe ist ausserordentlich reich an Zellen, die theils spindelförmig, theils rundlich sind.

Vom Beginn der Schwangerschaft an erleidet die Schleimhaut sehr tief eingreifende Veränderungen, die jeden einzelnen Theil betreffen. Ueber dieselben besitzen wir genaue Beobachtungen, welche sich auf jeden einzelnen Monat der Schwangerschaft beziehen, von KUNDRAT und ENGELMANN, sowie von LEOPOLD und SEDGWICK MINOT.

Wir betrachten nach einander 1) die Decidua vera, 2) die Decidua reflexa und 3) den in die Bildung des Mutterkuchens eintretenden Theil, die Decidua serotina oder placentalis.

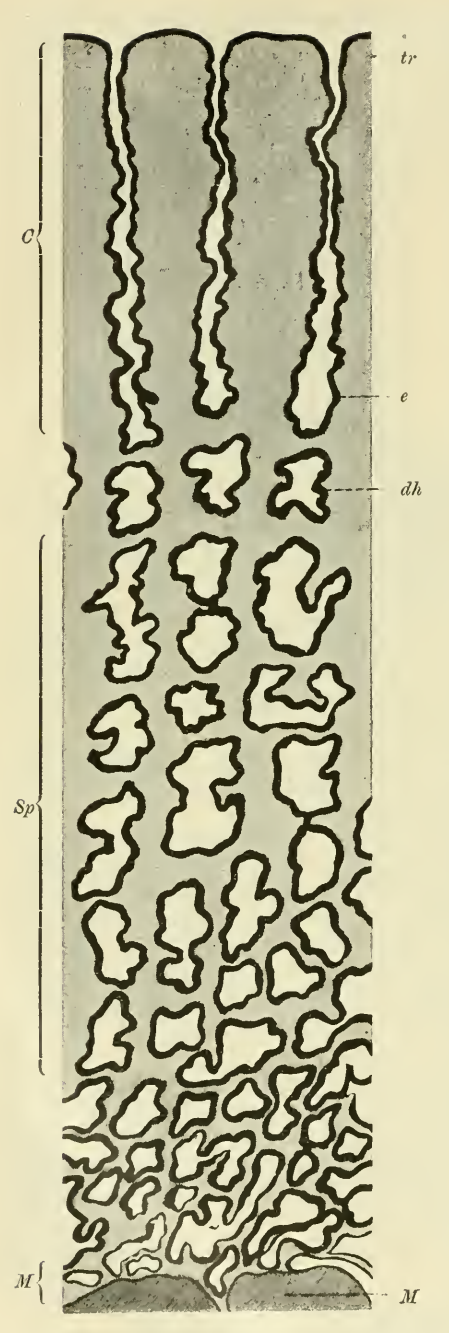
1) Decidua vera. Nach den Angaben von LEOPOLD und MINOT nimmt mit dem Beginn der Schwangerschaft die Schleimhaut an Dicke stetig zu, bis sie 1 cm und darüber erreicht, und zwar bis zu der Zeit, wo das wachsende Ei sich den Wandungen der Gebärmutter vollständig anlegt, also ungefähr bis zum Ende des fünften Monats. Von da an beginnt gewissermaassen ein zweites Stadium, in welchem sie sich wieder unter dem Druck der wachsenden Frucht verdünnt und schliesslich nur noch 1 bis 2 mm dick ist. Hierbei verändern sich sowohl die Drüsen als auch das Drüsenzwischengewebe.

Im ersten Stadium vergrössern sich die Uterindrüsen, die anfangs gleichmässig dicke Röhren sind, und weiten sich namentlich in ihrer mittleren und unteren Partie aus (Fig. 173); während sie an ihrem Anfang geradgestreckt und mehr in die Länge gezogen sind, legen sie sich mehr nach abwärts in spirale Windungen, die mit Buchten und Aussackungen bedeckt werden.

Auf einem Durchschnitt kann man daher jetzt zwei Schichten an der Decidua vera unterscheiden:

1) eine äussere, compactere und zellenreichere Schicht (*C*) und
2) eine tiefere, ampulläre und spongiöse Schicht (*Sp*).

In der ersteren sieht man die Drüsen als geradgestreckte, parallel verlaufende Canäle. In Folge einer stärkeren Wucherung des Zwischengewebes sind sie weiter auseinandergerückt; an der Oberfläche beginnen sie mit erweiterten, trichterförmigen Grübchen (*tr*). Die



Oberfläche einer von der Musculatur abgezogenen Schleimhaut sieht daher, wie KÖLLIKER angibt, in Folge der erweiterten Drüsenmündungen siebförmig durchbrochen aus.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) stösst man auf zahlreiche, über einander gelagerte, unregelmässige, buchtige Hohlräume (*dh*), deren Weite bis zur Mitte der Schwangerschaft beständig zunimmt und die schliesslich nur noch durch dünne Septen und Balken des Grundgewebes getrennt sind. Das Bild erklärt sich aus dem Umstande, dass die Drüsen sich in ihren mittleren Theilen stark geschlängelt und buchtig erweitert haben.

Das flimmernde Cylinderepithel von der Schleimhaut der Gebärmutter schwindet nach und nach an der Oberfläche vollständig; schon am Ende des ersten Monats der Schwangerschaft beginnt es vernichtet zu werden. In den Drüsen erleidet das Epithel tiefgreifende Veränderungen. In den ersten Monaten werden noch alle Hohlräume von ihm überzogen, was bei der Vergrösserung derselben eine lebhafte Zellvermehrung voraussetzt. Dabei gehen die ursprünglich langen Cylinderzellen theils in kleine, würfelförmige, theils in breite, platte Gebilde über mit Ausnahme der an die Muskelhaut angrenzenden Drüsenabschnitte. In diesen bewahren die Zellen mehr oder minder bis zum Ende der Schwangerschaft ihre normale Gestalt und dienen später zur Regeneration der Epitheldecke der Uterusschleimhaut.

Im vierten und fünften Monat findet man noch alle Hohlräume bis zu den Drüsenmündungen von einem schmalen Saume würfliger bis platter Epithelzellen ausgekleidet.

Fig. 173. **Querschnitt durch die Schleimhaut einer Gebärmutter am Beginn der Schwangerschaft** nach KUNDRAT und ENGELMANN.

C compacte Schicht. *Sp* spongiöse Schicht, *M* Muskulatur der Gebärmutter. *tr* trichterförmige Ausmündung der Uterindrüsen. *e* erweiterte Stelle. *dh* durch Schlängelung und Ausbuchtung der wuchernden Drüsen entstandene Ampulle.

Im Zwischendrüsengewebe gehen gleichfalls im ersten Stadium lebhafte Wucherungsprocesse, namentlich in der oberen compacten Schicht, vor sich. Es bilden sich in dieser 30 bis 40 μ grosse, kugelige Gebilde, die von Friedländer Deciduazellen genannt worden sind. Sie liegen an manchen Stellen so dicht bei einander, dass sie in Folge dessen und wegen ihrer Form einem Epithel sehr ähnlich aussehen. In der spongiösen Schicht finden sie sich gleichfalls, werden aber in den Balken und Septen mehr längsgestreckt und spindelig.

Im zweiten Stadium, in welchem die Decidua vera vom sechsten Monat an erheblich dünner wird und durch den Druck der wachsenden Frucht von 1 cm bis zu 2 mm Durchmesser allmählich abnimmt, gehen in den einzelnen oben angeführten Theilen mancherlei Rückbildungsprocesse vor sich (Fig. 174).

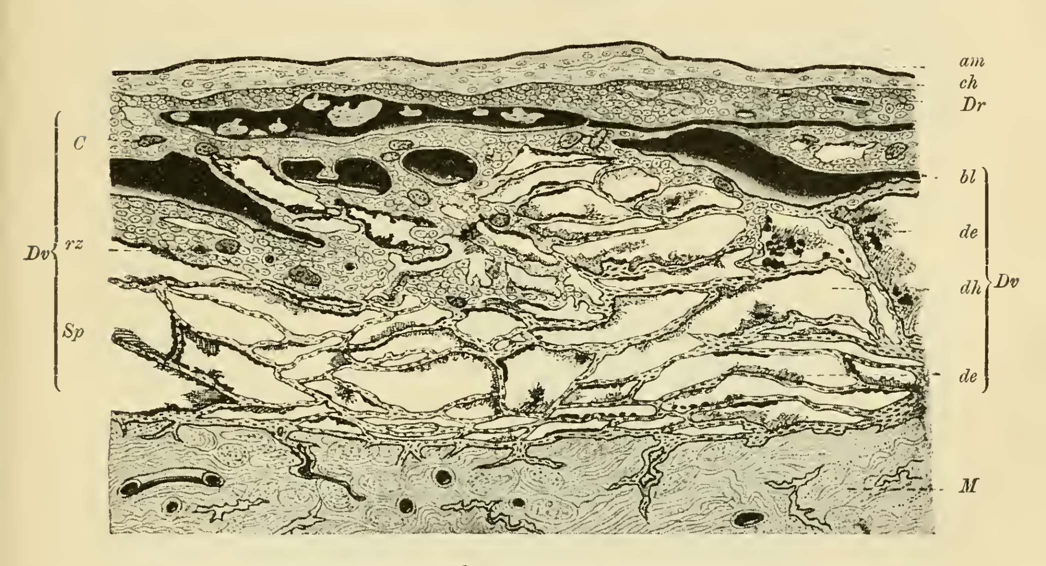


Fig. 174. **Querschnitt durch die Eihäute und die Gebärmutter am Rande der Placenta aus dem sechsten Monat der Schwangerschaft** nach Leopold. *M* Muskulatur der Gebärmutter. *Dv* Decidua vera. *C* compacte, *Sp* spongiöse Schicht derselben. *Dr* Decidua reflexa. *ch* Chorion. *am* Amnion. *bl* Blutgefässe der compacten Schicht. *dh* erweiterte Drüsenräume. *de* in Zerfall begriffenes Drüsenepithel derselben. *rz* Riesenzellen in der compacten Schicht.

Die Drüsenmündungen, welche die siebförmige Beschaffenheit der Innenfläche der Decidua bedingten, werden immer schwerer zu erkennen und verstreichen schliesslich vollständig.

Die innere compacte Schicht (*C*) nimmt eine gleichmässige, dichte, lamellöse Beschaffenheit an, da durch den Druck die in ihr gelegenen Drüsenhohlräume vollständig zusammengepresst werden und dann unter Schwund ihres Epithels verlöthen.

In der spongiösen Schicht (*Sp*) bleiben die Drüsenhohlräume (*dh*) erhalten, werden aber in Folge des Drucks in Spalträume umgewandelt, die zur Wand der Gebärmutter parallel gestellt und durch Scheidewände getrennt sind, die im Verhältniss zu früheren Monaten der Schwangerschaft sich noch sehr verschmächtigt haben. Die an die

compacte Schicht angrenzenden Drüsenräume haben ihr Epithel verloren oder zeigen Zellentrümmer (*de*) und eine von feinen Körnchen durchsetzte, schleimige Masse; nach der Muskulatur der Gebärmutter zu besitzen sie dagegen noch ein gut erhaltenes, kurzcylindrisches bis würfelförmiges Epithel.

2) Die Decidua reflexa (Fig. 175 *Dr*) bietet in ihrem Bau grosse Uebereinstimmung mit der Decidua vera dar. Dass sie aus letzterer durch Faltenbildung hervorgegangen ist, lässt sich, wie KUNDRAT mit Recht hervorgehoben hat, namentlich aus dem Umstand schliessen, dass sich in den ersten Monaten der Schwangerschaft die Mündungen von Uterindrüsen (*gl.u*) wenigstens an der Uebergangsstelle in die Vera auf ihren beiden Flächen vorfinden. Die Mündungen führen in Spalten (*gl.u*), die zur Oberfläche der Reflexa parallel gestellt und von Würfelepithel ausgekleidet sind. Im Drüsenzwischengewebe treten dieselben grossen, runden Deciduazellen wie in der Dec. vera auf.

Was aus der Decidua vera in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird, ist strittig. Nach der älteren Darstellung von G. LEOPOLD beginnt vom fünften Monat an der Zwischenraum zwischen Dec. vera und

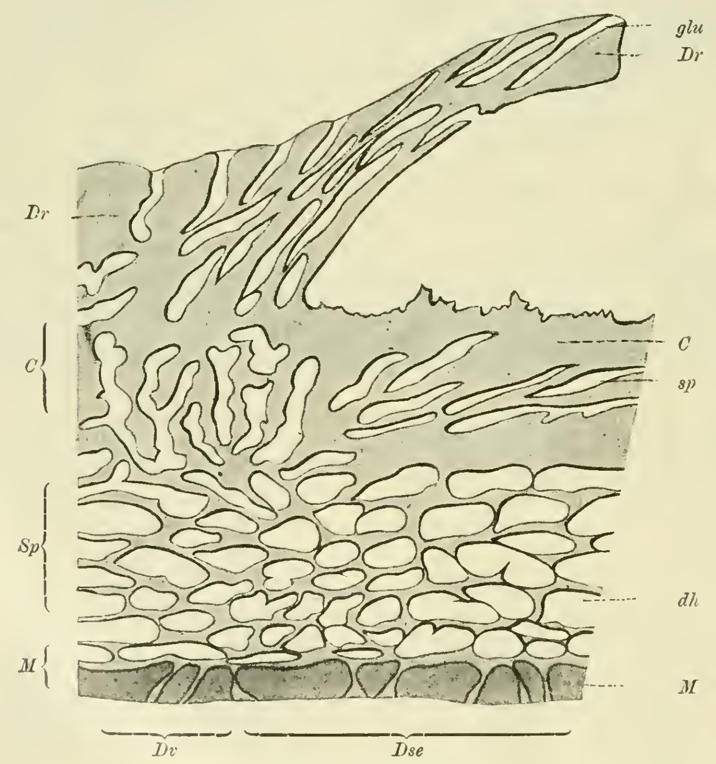


Fig. 175. **Durchschnitt durch Decidua serotina (*Dsc*) am Uebergang in Decidua vera (*Dv*) und reflexa (*Dr*)** nach KUNDRAT und ENGELMANN.

M Muskulatur der Gebärmutter. *Sp* spongiöse Schicht der Dec. vera und serotina. *C* compacte Schicht derselben. *glu* Uterindrüsen. *sp* aus Wucherung der Drüsen entstandene Spalten in der Serotina. *dh* durch Wucherung der Drüsen entstandene ampulläre Hohlräume in der spongiösen Schicht.

reflexa zu verschwinden; beide Eihäute werden von jetzt ab nach Schwund ihres Epithels fest auf einander gepresst und verkleben schliesslich vollständig mit einander (Fig. 174). Hierbei wird die Dec. reflexa, in welcher mit Ausnahme der Uebergangsstelle die Drüsenräume schwinden, so ausserordentlich verdünnt, dass sie nur noch einen feinen, zuweilen ½ mm breiten Streifen ausmacht.

Eine Trennung der beiden Häute stösst am Ende der Schwangerschaft auf grosse Schwierigkeiten, ist aber zuweilen noch theilweise ausführbar.

Ausserdem ist die Decidua reflexa auch nach innen mit dem Chorion in späteren Monaten fest verklebt, und da das Chorion wieder dem Amnion dicht anliegt (Fig. 174 *ch* und *am*), so gelangt man jetzt bei Durchschneidung der Muskelwand der Gebärmutter und nach Eröffnung der auf einander gepressten Eihüllen direct in die Amnionhöhle, in welcher der Embryo im Fruchtwasser schwimmt.

Zu anderem Ergebniss gelangte Sedgwick Minot. Er findet, dass schon vom zweiten Monat an die Decidua reflexa einer hyalinen Degeneration verfällt, dass im dritten Monat ihre Degeneration beträchtlich fortgeschritten ist und im sechsten und siebenten Monat zu ihrem vollständigen Schwund durch Resorption führt.

3) Der dritte Abschnitt der Uterusschleimhaut oder die Decidua serotina (Fig. 175 *D.se*) ist derjenige Theil, welcher sich mit dem Chorion frondosum zur Herstellung eines Ernährungsorgans für den Embryo, des Mutterkuchens oder der Placenta, verbindet.

Nach den Angaben von Kundrat und Leopold erleidet die Dec. serotina ähnliche Veränderungen, wie die Dec. vera. Auch hier wuchern die Uterindrüsen in ihren tieferen Abschnitten (Fig. 175) und gestalten sich zu unregelmässigen Räumen (*dh*) um, die aber von Anfang an mehr in die Breite gezogen sind. Später werden sie noch mehr durch den Druck und das Wachsthum der Placenta zu engen, der Oberfläche der Gebärmutter parallel gelagerten Spalten zusammengepresst.

Die Drüsenepithelien zerfallen in noch grösserem Umfang als in der Dec. vera und lösen sich, indem sie zerfallen und verquellen, von den bindegewebigen Wandungen ab; nur in den an die Muskellage (*M*) angrenzenden Drüsenabschnitten erhalten sich die Cylinderzellen.

In dieser Darstellung weichen Kundrat und Leopold von Kölliker und von Turner ab, welche zwar ebenfalls grössere Hohlräume in der tiefern Schicht der Dec. serotina finden, sie aber zum grössten Theil für stark erweiterte Blutgefässe halten, eine Annahme, nach der eine erheblichere Verschiedenheit zwischen Dec. serotina und vera bestehen würde. Dieser Ansicht schliesst sich auch in seiner neuesten Arbeit Hofmeyer an. Seine Präparate bestätigen ihm das Vorhandensein der Drüsenräume nur bis zum fünften Monat; an Placenten der späteren Zeit, besonders aber an reifen Placenten in Verbindung mit der Uteruswand konnte er von denselben absolut nichts mehr finden. Sie sind durch die Compression der Dec. serotina verschwunden. „Die Spalträume, welche sich mit Endothel ausgekleidet unter der Placenta befinden, sind entschieden Bluträume. Von einer spongiösen Schicht der Serotina, wie sie Leopold in seinem Schema der Placenta für den fünften Monat abbildet, welche von Manchen als für die Lösung der Placenta von grösster Bedeutung angesehen wird, ist am Ende der Schwangerschaft gar keine Rede.“ Die Lösung der Placenta erfolgt nach Ruge und

Hofmeyer durch Verschiebungen und Lockerungen in den Zellschichten der Serotina.

Danach würde also die Decidua serotina (Fig. 175 *Dse*) nur bis zur Mitte der Schwangerschaft zwei deutlich zu unterscheidende Schichten zeigen:

1) eine tiefere spongiöse (*Sp*) Schicht und
2) eine oberflächliche, compactere Schicht (*C*). Letztere ist am Aufbau der Placenta betheiligt und wird daher auch als Placenta uterina (oder materna) bezeichnet. Sie erleidet schon vom zweiten Monat an tiefer greifende Veränderungen.

Mit denselben wollen wir uns bei der Beschreibung der Placenta, zu der wir nun übergehen, bekannt machen.

5. Die Placenta.

Die Placenta ist ein sehr blutgefässreiches, sich schwammig oder teigig anfühlendes, scheibenförmiges Gebilde, das auf dem Höhepunkt seiner Entwicklung 15—20 cm im Durchmesser misst und 3—4 cm dick ist. Ihr Gewicht beträgt etwas mehr als 1 Pfund (500 Gramm). Die dem Embryo zugekehrte Fläche der Scheibe ist concav (Fig. 166 und 170) und, da sie einen Ueberzug vom Amnion (*am*) besitzt, vollkommen glatt; die der Uteruswand aufsitzende Fläche ist convex, fühlt sich nach ihrer Ablösung bei der Geburt uneben an und wird durch tiefe Furchen in einzelne Lappen oder Cotyledonen zerlegt.

Der normale Sitz der Placenta ist in der Mehrzahl der Fälle am Grunde der Gebärmutter (am Fundus uteri), wo sie bald mehr nach der linken, bald mehr nach der rechten Seite zu entwickelt ist. In Folge dessen kann durch sie entweder die eine oder die andere Ausmündung des Eileiters zugedeckt und verschlossen werden.

In selteneren Fällen ist die Placenta, anstatt am Grunde, weiter nach abwärts nach dem inneren Muttermunde zu mit der Wand der Gebärmutter verbunden. Es rührt dies daher, dass das befruchtete Ei, wenn es aus dem Eileiter in die Gebärmutterhöhle gelangt, in Folge abnormer Verhältnisse weiter nach abwärts herabsinkt, anstatt sich gleich an der Schleimhaut festzusetzen.

Zuweilen findet die Anheftung erst ganz unten in unmittelbarer Nähe des inneren Muttermundes statt. In diesem Falle wächst die Placenta, je mehr sie sich beim Wachsthum der Frucht ausdehnt, entweder theilweise oder ganz über den Muttermund herüber und verschliesst ihn mehr oder minder vollständig. Diese Anomalie ist als Placenta praevia (lateralis oder centralis) bekannt und stellt ein gefährliches Vorkommniss dar, weil der regelrechte Verlauf der Geburt gestört wird.

In Folge der tiefen Lage des Mutterkuchens werden schon während der Schwangerschaft oder erst beim Eintritt der Wehen lebensgefährliche Blutungen verursacht, weil sich der Mutterkuchen vorzeitig von der Wand der Gebärmutter ablöst, wodurch grosse Blutgefässe zerrissen und geöffnet werden.

Die Untersuchung der feineren Structur der Placenta stösst auf grössere Schwierigkeiten, da sie ein sehr weiches und von zahlreichen,

weiten Bluträumen durchsetztes Organ ist. Daher herrschen auch über mehrere Punkte, welche für die Beurtheilung des Baues von grösster Wichtigkeit sind, noch sehr entgegengesetzte Ansichten, über welche es mir zur Zeit nicht möglich erscheint, ein abschliessendes Urtheil zu geben.

Bei der Beschreibung gehen wir am besten von der Thatsache aus, dass sich die Placenta, wie schon früher erwähnt wurde, aus zwei Theilen aufbaut, aus einem Theil, der von Seiten des Embryo, und einem anderen Theil, der von Seiten der Mutter geliefert wird, aus der Placenta foetalis und der Placenta uterina. (Tafel II, S. 257.)

Die Placenta foetalis ist der mit vielverzweigten Zotten reich bedeckte Theil des Chorion (Chorion frondosum). Die Zotten (*z*) erheben sich, zu grösseren Büscheln oder Cotyledonen vereint, von einer derben Membran, der Membrana chorii (*m*), in welcher die starken Hauptäste der Nabelarterien und Venen ihren Weg nehmen. Sie bestehen 1) aus grösseren Hauptstämmen (*Z*), die in gerader Richtung von der Membrana chorii ausgehen und sich mit ihren Enden (h^1) in die gegenüberliegende Placenta uterina einsenken und fest verbinden, und 2) aus zahlreichen, unter rechtem oder spitzem Winkel nach allen Seiten entspringenden Nebenästen (*f*), die ihrerseits wieder mit feinen Zweigen bedeckt sind. Auch von diesen ist ein kleiner Theil (h^2) mit seinen Enden mit dem Gewebe der Placenta uterina verwachsen (Langhans), so dass eine Trennung des kindlichen und des mütterlichen Antheils nur durch gewaltsame Zerreissung bewerkstelligt werden kann. Daher hat Kölliker in passender Weise die Verzweigungen der Chorionzotten in Haftwurzeln (h^1, h^2) und in freie Ausläufer (*f*) unterschieden.

Zu jedem Chorionbäumchen begiebt sich ein starker Ast einer Nabelarterie (Art. umbilicalis), der sich, der Verzweigung des Bäumchens entsprechend, in feinere Aeste auflöst; die aus diesen hervorgehenden Capillarnetze sind ganz oberflächlich unter dem Zottenepithel gelegen. Aus ihnen sammelt sich das Blut in abführende Gefässe, die sich zu einem aus dem Chorionbäumchen wieder austretenden, einfachen Hauptstamm verbinden.

Somit ist das Gefässsystem der Placenta foetalis ein vollkommen abgeschlossenes. Eine directe Vermischung von kindlichem und mütterlichem Blut kann in keiner Weise stattfinden; dagegen ist die Vorbedingung zu einem leichten Austausch flüssiger und gasförmiger Blutbestandtheile durch die ganz oberflächliche Lage der dünnwandigen und sehr weiten Capillaren gegeben.

Tafel II.

Schematischer Querschnitt durch die menschliche Placenta aus der Mitte des fünften Monats nach Leopold.

Auf die Musculatur der Gebärmutter folgt die spongiöse Schicht der Decidua serotina (*sp*), in welcher bei der Geburt die Abtrennung der Placenta an der mit zwei Strichen bezeichneten Trennungslinie vor sich geht; daran schliesst sich die compacte Schicht (*cs*), welche als Placenta uterina bei der Geburt abgestossen wird. Sie besteht aus *BP.* Basalplatte (Winkler), *SP.* Schlussplatte, *c.* cavernösen Bluträumen, *a.* den zuführenden Arterien, dem Randsinus. In die Placenta uterina ist die Placenta foetalis hineingewachsen, bestehend aus der Membrana chorii (*m*) und den von ihr

ausgehenden Zotten (*Z*), an denen man die Haftwurzeln (h^1, h^2) und die freien Ausläufer (*f*) unterscheidet. Das Chorion ist nach innen noch vom Amnion überzogen.

Die Stützsubstanz der Chorionbäumchen ist in den feineren Zweigen Gallertgewebe mit sternförmigen und spindeligen Zellen; in den stärkeren Stämmen nimmt es eine mehr fibrilläre Beschaffenheit an.

Ueber das Epithel der Membrana chorii und der Zotten gehen die Ansichten der Forscher noch auseinander hinsichtlich des wichtigen Punktes, ob es kindlichen oder mütterlichen Ursprungs ist.

In der strittigen Angelegenheit geben die Untersuchungen von Langhans, Kastschenko, Sedgwick Minot, Waldeyer, Kupffer, Graf Spee, Keibel, Selenka, Strahl vielfache Aufklärung.

Im Allgemeinen stimmen alle Beobachter, welche das Epithel des Chorion frondosum in den verschiedenen Monaten der Schwangerschaft auf das Sorgfältigste untersucht haben, darin überein, dass man an ihm zwei Schichten mit Deutlichkeit unterscheiden kann (Fig. 176): 1) eine der Zottengallerte und der bindegewebigen Membrana chorii unmittelbar aufliegende Zellenschicht (Langhans), in welcher sich einzelne Zellenterritorien abgrenzen lassen, und welche wir kurzweg und ausschliesslich als das Chorion- und Zottenepithel (*che*) bezeichnen wollen, und 2) eine vielkernige, protoplasmatische Schicht (*sy*). In dieser sind getrennte Zellen auf keine Weise zur Anschauung zu bringen. Es kann daher als das Chorion- und Zottensyncytium (*sy*) vom Zottenepithel unterschieden werden. Es hat die Neigung, sich in Osmiumsäure und Farbstoffen intensiver als das Epithel zu färben. In ihm finden sich kleinere und stärker granulirte Kerne, als im Epithel, ferner aber auch Vacuolen. In allen diesen Eigenschaften gleicht das Zottensyncytium ausserordentlich der vielkernigen Protoplasmaschicht, in welche bei manchen Säugethieren sich das Epithel der Gebärmutterschleimhaut umwandelt, wenn sich ihm die Keimblase anlagert und dabei das Chorion fest und dauernd mit ihm verlöthet (Strahl, Lüsebrink, Selenka etc.). Beide Epithelschichten setzen sich beim Menschen wie bei Säugethieren ziemlich scharf gegen einander ab.

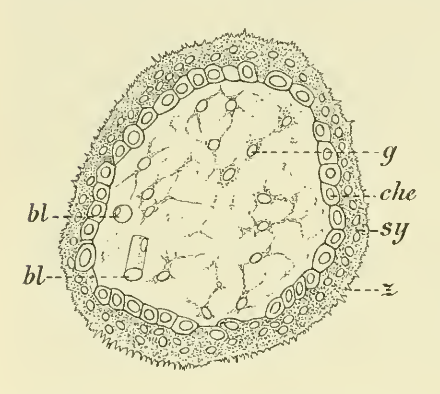


Fig. 176. Querschnitt durch eine Chorionzotte des in Figur 171 abgebildeten menschlichen Embryos.
g Gallertgewebe. *che* Chorionepithel. *sy* Syncytium. *z* Zäckchen an der Oberfläche des Syncytium. *bl* Blutgefässcapillaren.

Schon bei vier Wochen alten menschlichen Eiern ist der doppelschichtige Ueberzug des Chorions und seiner Zotten, wie Kupffer, Graf Spee, Keibel, Kossmann, Strahl bestätigen, deutlich vorhanden und zeigt in seinen zwei Schichten die oben namhaft gemachten, unterscheidenden Merkmale ausgeprägt. In späteren Monaten erfährt er bemerkenswerthe Veränderungen, die in den einzelnen Bezirken, an der Basalplatte des Chorion frondosum, am Chorion laeve und an den Zotten verschieden ausfallen.

Was zuerst die tiefere Schicht oder das Chorionepithel betrifft, so verdickt es sich im Bereich der Basalplatte des Chorion frondosum zu einzelnen, unregelmässigen Herden, während es dazwischen zu einer einfachen Zellenlage verdünnt ist. „An den Zotten wird die Epithelschicht nach dem ersten Monat immer unansehnlicher und ist nach dem vierten Monat nur noch an wenigen isolirten Herden, den von Langhans und Kastschenko sorgfältig beschriebenen Zellknoten vorhanden" (Minot). Am Chorion laeve endlich bleibt es in ganzer Ausdehnung und in einer Dicke von zwei bis drei Zellenlagen erhalten.

Die äussere Schicht oder das Chorionsyncytium steht in seiner Ausbreitung zum Epithel meist in einem Gegensatz. Wo dieses am besten entwickelt ist, wird es rückgebildet und umgekehrt. So fehlt im Bereich des Chorion laeve vom siebenten Monat an jede Spur eines Syncytiums, an den Zotten dagegen bildet es einen continuirlichen Ueberzug, in welchem sich hie und da besondere Verdickungen, die sogenannten Proliferationsinseln, ausbilden. An vielen Stellen ist es einer merkwürdigen Metamorphose unterworfen; es wandelt sich in eine hyaline, eigenthümlich glänzende Substanz um, die von zahlreichen Spalten und Lücken durchsetzt wird und daher von Langhans den Namen „canalisirtes Fibrin" erhalten hat. Seine Menge nimmt mit dem Alter der Placenta zu.

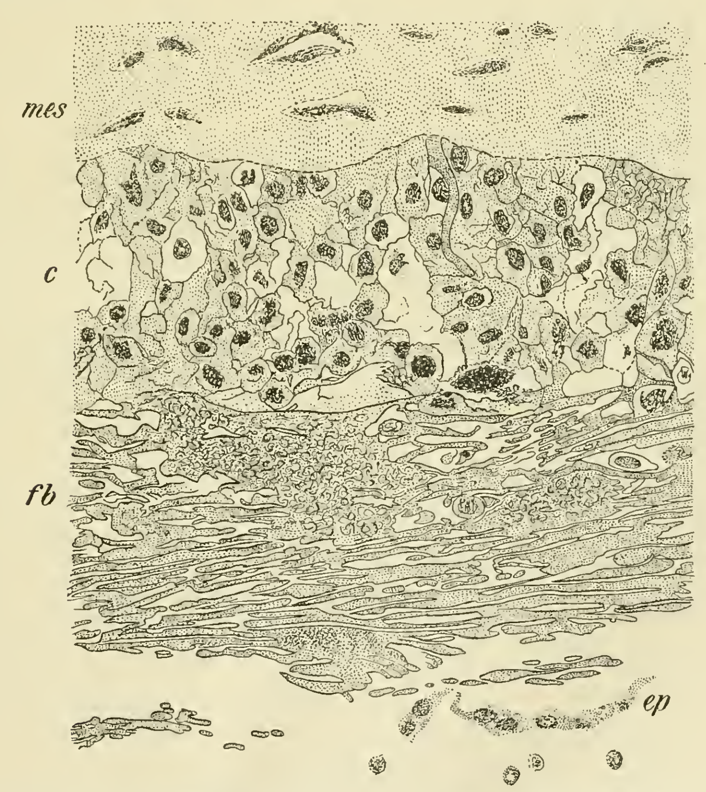


Fig. 177. Placentales Chorion von einem siebenmonatlichen Fötus. Querschnitt durch das Ektoderm und den angrenzenden Theil des Stroma. Vergr. 445 mal. Nach Sedg. Minot.

mes mesodermales Stroma; *c* Zellenschicht; *fb* Fibrinschicht; *ep* Reste des Epithels.

Lagen canalisirten Fibrins, dessen Entstehung übrigens von manchen Autoren auf einen Niederschlag von Fibrin aus der Blutbahn der intervillösen Räume zurückgeführt wird, finden sich sowohl an der Oberfläche der Zotten, als auch an der Basalplatte des Chorion frondosum. Eine Vorstellung von dieser eigenthümlichen Bildung, welche mir in histologischer Hinsicht noch keineswegs aufgeklärt zu sein scheint, gibt die umstehende Figur 177, welche der Entwicklungsgeschichte von SEDG. MINOT entnommen ist.

Bevor ich die Frage nach der Herkunft und Bedeutung der zwei im Ueberzug des Chorions unterschiedenen Schichten erörtere, halte ich es für zweckmässig, uns noch zuvor mit dem Bau des zweiten Bestandtheils des Mutterkuchens, der von Seiten der Gebärmutter geliefert wird, mit der Placenta uterina, bekannt zu machen. Ihr Bau bereitet ebenfalls der Untersuchung grosse Schwierigkeiten und wird daher in sehr verschiedener Weise beurtheilt.

Die Placenta uterina entwickelt sich aus dem als Decidua serotina (Fig. 175 *D. se*) unterschiedenen Theil der Uterusschleimhaut. Sie löst sich bei der Geburt, wie der entsprechende Theil der Decidua vera, von der Innenfläche der Gebärmutter an der auf Tafel II angegebenen Trennungslinie ab, indem die dünnen Bindegewebssepten der unter ihr gelegenen, spongiösen Schicht einreissen. Sie bildet alsdann eine dünne Membran von nur 0,5 bis 1 mm Dicke, die Basalplatte WINKLER's, und stellt einen vollständigen Ueberzug über der Placenta foetalis her, welche durch sie unseren Blicken bei der Lösung der Eihäute entzogen wird. Am Rande geht sie unmittelbar in die Dec. vera und reflexa über (Fig. 175).

Ihre der Gebärmutter zugewandte Fläche wird durch tiefe Furchen in einzelne Abtheilungen zerlegt. Den Furchen entsprechend nehmen von der entgegengesetzten Fläche der Membran stärkere und schwächere bindegewebige Scheidewände, die Septa placentae (Fig. 166 und Fig. 170), ihren Ursprung und dringen zwischen die Chorionbäumchen (Fig. 170 *z*) hinein; sie vereinigen immer eine kleine Anzahl derselben zu einem Büschel oder einem Cotyledon. Denken wir uns die Cotyledonen vollständig herausgelöst, so würde an der Placenta uterina eine ihnen entsprechende Anzahl von unregelmässigen Fächern entstehen. Dieselben sind noch durch feinere, von der Membran und den Septen ausgehende Bindegewebswucherungen in kleinere und weniger tiefe Abtheilungen zerlegt.

Die Septen reichen in der Mitte der Placenta mit ihrem Rande nicht bis zum Ursprung der Zottenbäumchen heran, wohl aber ist dies in einem schmalen, peripheren Bezirk der Fall, wo sie unmittelbar an die Membrana chorii (Taf. II *m*) anstossen und sich unter ihr zu einer dünnen und fest anliegenden, von den Ursprüngen der Zotten durchbohrten Membran verbinden. Dieselbe ist von WINKLER als Schlussplatte (*SP*), von KÖLLIKER als Decidua placentalis subchorialis bezeichnet worden. Noch passender ist der von WALDEYER gebrauchte Name: subchorialer Schlussring, weil durch ihn ausgedrückt wird, dass die fragliche Membran nur am Placentarand vorhanden ist, das mittlere Feld des Chorion aber frei lässt.

Das bindegewebige Gerüst der Placenta uterina besitzt im Allgemeinen die Eigenschaften der compacten, zellenreichen Schicht der Decidua vera und reflexa, zeigt aber eine Verschiedenheit in dem Auftreten einer ganz besonderen Zellenform, der sogenannten Riesen-

zellen. Es sind dies grosse, graugelb erscheinende Protoplasmaschollen mit 10—40 Kernen, die im fünften Monat sich zu entwickeln beginnen und in der Nachgeburt in grossen Mengen gefunden werden; theils liegen sie hier in der Basalplatte, theils in den Septen, gewöhnlich in unmittelbarer Nachbarschaft der grossen Gefässe; sie kommen aber auch vereinzelt in der spongiösen Schicht der Decidua serotina und selbst zwischen den angrenzenden Muskelbündeln der Gebärmutter vor.

Die grössten Schwierigkeiten bei der Untersuchung der Placenta uterina bereiten ihre Blutbahnen. Zahlreiche Arterienstämme (Taf. II *a*) treten durch die Muskelhaut der Gebärmutter hindurch und gelangen durch die spongiöse Schicht in die Basalplatte der Placenta uterina, wo sie in ihrer Structur bedeutende Wandlungen erfahren. Denn sie verlieren hier ihre Muskelschicht und stellen jetzt nur noch von Endothel ausgekleidete, weite Röhren dar. Aus der Basalplatte dringen sie, spirale Windungen beschreibend, in die Septa placentae ein. Von hier lassen sie sich als geschlossene Gefässe nicht weiter verfolgen; ein Uebergang in Capillaren findet an keiner Stelle statt. Dagegen lässt sich der Nachweis führen, dass sie durch Oeffnungen in den Septen ihr Blut in ein Lückensystem zwischen den Chorionbäumchen oder in die intervillösen oder intraplacentalen Räume (*c*) ergiessen. Letztere werden begrenzt auf der einen Seite von der Membrana chorii (*m*) mit ihren Zotten (*z*), auf der anderen Seite von der Basalplatte (*BP*) mit ihren Septen.

Aus dem cavernösen Hohlraumsystem wird das Blut in weite Venenstämme aufgenommen, die ebenfalls nichts Anderes als nur von Endothel ausgekleidete Röhren sind. Dieselben sind zu einem Netzwerk in der Basalplatte der Placenta uterina, besonders in der Mitte eines Cotyledon, ausgebreitet und besitzen hier ebenfalls direct in die intervillösen Räume führende Oeffnungen. Am Rande der Placenta hängen sie untereinander zusammen und erzeugen dadurch den Randsinus (Taf. II) oder den ringförmigen Sinus der Placenta. Derselbe darf jedoch nicht als ein gleichförmig weites Gefäss, sondern muss als ein System verbundener, unregelmässiger Hohlräume aufgefasst werden.

Vermöge der beschriebenen Einrichtung werden die Chorionzotten direct vom mütterlichen Blut umspült. Dabei ist die Blutbewegung, wie sich aus dem Vorgetragenen schon ersehen lässt, in Folge der beträchtlichen Erweiterung der Blutbahn eine verlangsamte und eine unregelmässige, entsprechend der Gestaltung der intervillösen Räume. Im Allgemeinen stellt, wie Bumm hervorhebt, jeder Cotyledon ein besonderes Strömungsgsbiet des mütterlichen Blutes dar. So viele Cotyledonen die geborene Placenta zeigt, so viele Strömungsgebiete sind vorhanden. Nur nach unten gegen die Membran des Chorions zu hängen die Strömungsgebiete der einzelnen Cotyledonen mit einander zusammen.

Die Frage nach der Bedeutung und Entstehung der intervillösen Bluträume bildet den Schlüssel für das Verständniss des Baues der Placenta.

Nach der einen Ansicht, welche lange Zeit in Deutschland die am meisten herrschende war und durch Kölliker, Langhans, Hofmeyer, Minot u. A. vertreten wird, haben die intervillösen Räume ursprünglich keinen Zusammenhang mit dem mütterlichen Gefässsystem. Entwicklungsgeschichtlich sind sie nichts Anderes als Lücken zwischen Chorion und Gebärmutterschleimhaut und sind dadurch entstanden, dass beide sich nicht bis zur Berührung aneinander gelegt haben, sondern nur

durch die Zottenspitzen in festeren Zusammenhang getreten sind. Die Spalten würden auf dem frühesten Stadium vom Epithel der Zotten und der mütterlichen Schleimhaut begrenzt sein müssen. LANGHANS bezeichnet sie daher als Placentarraum. Ihren Blutgehalt würden sie nach dieser Ansicht erst später dadurch gewinnen, dass, wie KÖLLIKER sich ausdrückt, „die wuchernden Chorionzotten das mütterliche Placentargewebe von allen Seiten anfressen und theilweise zerstören und so eine Eröffnung der Gefässe desselben herbeiführen, die naturgemäss zu einem allmählichen Eindringen des mütterlichen Blutes in die intervillösen Räume führen muss".

Diese Ansicht ist von manchen Forschern (BRAXTON HICKS, AHLFELD, RUGE u. A.) noch dahin abgeändert worden, dass die Zwischenzottenräume auch an der reifen Placenta normaler Weise nicht Blut führen und mit Blutgefässen der Mutter in Verbindung stehen sollen. Die fast allgemein geltenden Anschauungen über placentare Ernährung werden so in Frage gestellt. Das Negiren einer geregelten Blutcirculation hat dann weiter die Hypothese hervorgerufen, dass von den Zwischenzottenräumen, von den Zellen der Decidua serotina, eine Uterinmilch wie bei den Wiederkäuern ausgeschieden und von den kindlichen Zotten aufgesogen werde.

Nach der zweiten, ganz entgegengesetzten Ansicht, die ihre Vertreter in VIRCHOW, TURNER, ERCOLANI, LEOPOLD, WALDEYER, KEIBEL, SELENKA, STRAHL u. A. findet, sind die intervillösen Räume weiter nichts als die colossal erweiterten capillaren Blutbahnen der mütterlichen Schleimhaut. Chorion und Decidua serotina legen sich frühzeitig mit ihren Oberflächen auf das Innigste aneinander, so dass keine Spalten zwischen ihnen übrig bleiben. Die Zotten wachsen in das Schleimhautgewebe hinein, dessen oberflächliche Capillaren sich zu umfangreichen Räumen erweitern.

Wenn diese Ansicht richtig ist, so werden die Chorionzotten ringsum von dünnen Scheiden mütterlichen Gewebes umgeben werden müssen oder, da eine theilweise Rückbildung des Ueberzuges ja möglich ist, muss wenigstens in der Entwicklung der Placenta ein Stadium vorkommen, in welchem ein derartiger Ueberzug nachweisbar sein muss.

Die genaue Feststellung des wahren Sachverhalts ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden und kann nur durch das Studium früher Stadien der Entwicklung erreicht werden. Jedoch scheint mir die an zweiter Stelle angeführte Hypothese, nach welcher die intervillösen Räume die erweiterten mütterlichen Capillaren sind, die zutreffendere, weil die naturgemässere zu sein, und scheint mir namentlich Folgendes für sie zu sprechen.

1) In vergleichend-anatomischer Hinsicht lässt sich geltend machen, dass bei allen Säugethieren, bei denen sich eine besondere intra-uterine Ernährungseinrichtung entwickelt, die Epithelflächen des Chorion und der Schleimhaut der Gebärmutter unmittelbar aufeinander liegen und sich bei der Vergrösserung der Oberfläche durch Faltenbildung gegenseitig durchwachsen. Ein intraplacentaler Spaltraum, wie ihn LANGHANS und KÖLLIKER für den Menschen annehmen, findet sich sonst nirgends bei den Säugethieren. Auch sehen wir bei einigen, wie die Capillaren der Uterusschleimhaut sich bedeutend erweitern und verdünnte Wandungen erhalten (Nagethiere, Raubthiere etc.), so dass die fötalen Zotten fast

unmittelbar von mütterlichem Blute umspült werden. Die Erweiterung der Blutbahn beim Menschen lässt sich somit als eine weitere Ausführung an schon bestehende Einrichtungen anschliessen.

2) Dass Capillaren sich zu einem Cavernensystem umbilden, kommt im menschlichen Körper auch an anderen Stellen vor (Schwellkörper der Geschlechtsorgane), während es eine Erscheinung ohne Analogie sein würde, dass ausserhalb der Blutbahn gelegene Räume zu Bestandtheilen des Gefässsystems verwandt würden.

3) In der Placenta uterina fehlen zwischen den Arterien und Venen die ursprünglich vorhandenen Capillaren, während sie doch nachweisbar sein müssten, wenn sie sich nicht in die intervillösen Räume umgewandelt hätten.

4) Für die an zweiter Stelle angeführte Hypothese lassen sich endlich Angaben von LEOPOLD und von SELENKA, von WALDEYER und von KEIBEL verwerthen.

Wie LEOPOLD von der Entwicklung der Placenta im zweiten Monat der Schwangerschaft berichtet, „schieben sich Zotten und Deciduagewebe gegenseitig in einander, wie man die gespreizten Finger beider Hände in einander fügen kann. Verfolgt man nun die Blutgefässe der Dec. serotina, so erkennt man auch hier das stark erweiterte Capillarnetz der Oberfläche, auf welche das Ei bei seiner Einnistung zu liegen kommt. Die zahllosen Gefässe desselben aber wachsen offenbar mit den Sprossen der Decidua den Zotten immer mehr entgegen, werden gedehnter und weiter, andererseits nehmen die Zotten in ihrem Wachsthum rapid zu, und so ist es begreiflich, dass die neuen Zottenzweige, deren Stämme durch die Köpfe in der Decidua sich gleichsam angesaugt haben, zunächst auf die mächtigen Capillaren der Oberfläche treffen und gegen diese vordrängen und in sie einbrechen.“

Sehr schwer ins Gewicht fallen meiner Ansicht nach die wichtigen Ergebnisse, welche SELENKA über die Entwicklung des Mutterkuchens der Affen erhalten hat. Wie er in einem vorläufigen Bericht mittheilt, gelingt es „an Schnittserien durch Keimblasen der verschiedensten Entwicklungsstadien leicht festzustellen, dass das Chorionepithel sich stets fest und untrennbar an das Uterusepithel und das Drüsenepithel anlegt, um dauernd mit ihm verlöthet zu bleiben. Weder durch Schrumpfung der Gewebe noch durch Zerrung sind Chorion- und Drüsenepithel von einander zu theilen.“ Wenn am Chorion sich die Zotten bilden, wachsen sie in die Mündungen der Uterindrüsen hinein, welche sich erweitern und seitliche Schläuche treiben, in welche die Zotten mit seitlichen Ausläufern nachrücken.

„Mit der Vergrösserung und Verästelung der Drüsenschläuche geht eine merkwürdige histologische Veränderung der Gebärmutter Hand in Hand: im Placentarbezirk schwindet das Bindegewebe zwischen den Uterindrüsen fast vollständig, und an dessen Stelle tritt eine mächtige Blutlacune, welche bei jungen Affenplacenten etwa das dreifache Volumen der Drüsenschläuche besitzt. Der Fundus der einzelnen Uterindrüsen bleibt stets durch Bindegewebsstränge mit der Basalplatte in directem Zusammenhange; zuweilen werden auch längere Drüsenäste auf diese Weise festgelegt, während die meisten Seitensprossen der Drüsen frei in der Blutlacune flottiren. Trotz der immer weiter schreitenden Vergrösserung der Zottenbäumchen während der folgenden Entwicklungs-

stadien bleibt dieses Verhalten bis zur Geburt wesentlich das gleiche, und niemals schwindet das die embryonalen Zotten umkleidende Drüsenepithel."

„Die Lockerung und der fast vollständige Schwund des subepithelialen Bindegewebes, sowie die mächtige Ausdehnung einer die Drüsenschläuche umspülenden Blutlacune hat zur Folge, dass bei der geringsten Zerrung die Keimblase mitsammt dem Ueberzuge des Drüsenepithels sich vom übrigen Uteringewebe lostrennt! Affenkeimblasen von 1/2 bis 5 cm Durchmesser sind immer aufs Leichteste und fast ohne Widerstand abzuheben." „Solche losgelöste Affenkeimblasen gleichen nun, abgesehen von der Form der Placenta, vollständig den jüngeren Keimblasen des Menschen etc." Selenka schliesst hieraus auf eine ähnliche Entstehungsweise der letzteren.

Für die Deutung der intervillösen Räume als erweiterter Blutgefässe der mütterlichen Schleimhaut würde natürlich der Nachweis eines Endothelhäutchens sehr wichtig sein. In Bezug hierauf haben schon früher Turner und Leopold mitgetheilt, an einzelnen Stellen der intervillösen Räume Endothelien nachgewiesen zu haben. Vor allen Dingen aber fallen hier Untersuchungen ins Gewicht, welche Waldeyer über den Placentarkreislauf des Menschen veröffentlicht hat, und zweitens die sehr beachtenswerthe, vorläufige Mittheilung von Keibel zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Placenta.

Waldeyer hat an Placenten, die in der Gebärmutter noch ihre normale Anheftung besassen, die mütterlichen Blutgefässe injicirt und Durchschnitte durch das gehärtete Organ angefertigt. Er findet, dass die intervillösen Räume weiter nichts sind, als die ausserordentlich erweiterten, mütterlichen Blutgefässe, und dass an vielen Stellen über dem Zottenepithel noch eine Lage platter Zellen vorkommt, welche er für Gefässendothelien zu deuten geneigt ist[1]). In passender Weise ver-

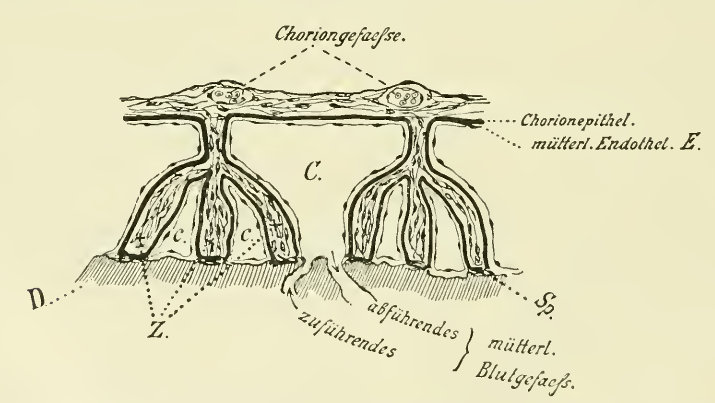


Fig. 178. **Schema zum Bau der menschlichen Placenta nach einem 4 Wochen alten Ei.** Nach Keibel.

Z Chorionzotten. *Sp* Befestigung der Spitzen der Chorionzotten in der mütterlichen Decidua (*D*). *C* erweiterte mütterliche Blutcapillaren.

[1]) In den neuesten Arbeiten von Hofmeyer und von Gottschalk wird eine besondere Endothelschicht wieder in Abrede gestellt. Sehr bestimmt spricht sich namentlich Hofmeyer nach seinen Beobachtungen dahin aus, „dass er bei sorgfältiger Untersuchung an sehr geeigneten Objecten zu keiner Zeit der Schwangerschaft einen Endothelüberzug der Zotten über ihrem einfachen Epithel finden konnte".

gleicht er das Hineinragen der Chorionzotten in die intervillösen Bluträume damit, wie die Arachnoidealzotten in die Blutsinus der harten Hirnhaut hineinwuchern und dabei den Endothelbelag derselben vor sich her einstülpen.

Keibel hat ein gut erhaltenes und conservirtes menschliches Ei, welches sich etwa in der Mitte der vierten Woche befand, auf Durchschnitten untersucht. Er sah die Zotten (Fig. 178 *z*), welche mit secundären Sprossen reich besetzt und mit einem zweischichtigen Ueberzug versehen waren, mit ihren Kuppen schon im mütterlichen Gewebe festgeheftet (Haftzotten) und die intervillösen Räume mit mütterlichem Blut gefüllt. Dieses aber war vom Chorionüberzug durch ein besonderes dünnes Zellhäutchen (*E*) deutlich getrennt. Das Häutchen bestand aus sehr dünnen Endothelzellen und war häufig, wahrscheinlich in Folge der Präparation, von den Chorionzotten bald mehr, bald weniger weit abgehoben. Aus dem Nachweis des Endothelhäutchens schliesst Keibel mit Recht, dass die intervillösen Räume die colossal erweiterten mütterlichen Capillaren sind.

Nachdem wir so in der Streitfrage nach der Herkunft der intervillösen Räume eine feste Stellung eingenommen haben, lässt sich jetzt auch besser die damit eng in Zusammenhang stehende und schon früher aufgeworfene Frage beantworten: welche Bedeutung und Entstehung haben die zwei im zelligen Ueberzug des Chorions beobachteten Schichten?

Forscher, welche in den intervillösen Räumen einen Hohlraum erblicken, der von Anfang an zwischen Placenta foetalis und Placenta uterina in Folge ihrer lockeren Aneinanderlagerung besteht und erst nachträglich mit Blut erfüllt wird, werden von vornherein geneigt sein, den gesammten zelligen Ueberzug der Zotten von der serösen Hülle herzuleiten. Sedgwick Minot, welcher diesen Standpunkt noch neuerdings in seinem Lehrbuch vertritt, deutet daher die oberflächlichste als Syncytium bezeichnete Schicht als ein Differenzirungsproduct des darunter gelegenen Zottenepithels. Beide zusammen machen das Chorionektoderm aus, welches sich ähnlich wie am Körper die Epidermis in Schleim- und Hornschicht, hier gleichfalls in zwei Lagen gesondert hat.

Dagegen werden Forscher, welche in den intervillösen Räumen die ausserordentlich ausgeweiteten Capillaren der Gebärmutterschleimhaut erblicken, auf der Oberfläche der Zotten noch nach einer dünnen Scheide mütterlichen Gewebes oder wenigstens nach Resten von solchem suchen müssen. So haben sich denn auch früher Ercolani, Romiti, Turner, denen sich in seinem Lehrbuch Balfour angeschlossen hat, mehr oder minder bestimmt dahin ausgesprochen, dass wahrscheinlich die auf der bindegewebigen Achse der Zotten gelegene, epitheliale Zellenschicht nicht das ursprüngliche, von der serösen Hülle abstammende Chorionepithel, welches sich frühzeitig rückgebildet habe, sondern ein Ueberzug sei, der von der Decidua placentalis abstammt.

In dem Schema, welches Turner zur Veranschaulichung seiner Ansichten von der Structur der menschlichen Placenta (Fig. 165) entworfen hat, ist das eigentliche, ursprüngliche Zottenepithel geschwunden.

Die Zellenlage *e'* ist das Epithel von der Schleimhaut der Gebärmutter, in welche die Zottenbüschel (*F*) hineingewuchert sind, und mit welcher überall die innigste Berührung stattfindet. Nach aussen vom Epithel beschreibt Turner noch ein feines Häutchen (*x*), welches er als eine ausserordentlich dünne Bindegewebsschicht deutet, auf welcher sich

wahrscheinlich ein die Bluträume auskleidender Endothelüberzug vorfindet. Die mit *t* bezeichneten Balken sind Bindegewebszüge der mütterlichen Schleimhaut, welche die Spitzen einzelner fötaler Zotten mit den Septa placentae (*ds*) verbinden, woraus sich die Entstehung der sogenannten Haftwurzeln erklärt.

Am meisten scheint uns den thatsächlichen Verhältnissen eine dritte Ansicht derjenigen Forscher zu entsprechen, welche für die zwei Schichten des Zottenüberzugs eine verschiedene Abstammung annehmen. Hiernach ist allein das dem Bindegewebe des Chorions und seiner Zotten aufliegende, in Zellen deutlich gesonderte Epithellager kindlichen Ursprungs und leitet sich von der serösen Hülle her. Das als zweite Schicht fest darauf gelagerte Syncytium dagegen stammt unmittelbar von der Schleimhaut der Gebärmutter ab. Es ist das Epithel derselben, welches sich unter dem Einfluss der ihr dicht anliegenden und mit ihr fest verklebenden Oberfläche des Chorions in eigenartiger Weise umgewandelt hat. Als eine wichtige Stütze für diese Deutung dienen die Ergebnisse der vergleichenden Embryologie. Sie lehren uns, dass bei vielen Thieren auf dem Chorionepithel gleichfalls als besondere Schicht ein Syncytium vorkommt, welches den gleichen Charakter wie beim Menschen aufweist, und dessen Abstammung vom Epithel der Gebärmutter hier deutlich nachgewiesen werden kann. (Selenka, Strahl.)

Dem zum Syncytium umgewandelten Uterusepithel scheint beim Menschen auf ganz frühen Stadien der Placentabildung noch ein besonderes feines Endothelhäutchen, die Tunica intima der ausgeweiteten Gefässe, aufzuliegen (Keibel). Später scheint es entweder ganz zu Grunde zu gehen oder nur noch in Resten erhalten zu bleiben. (Waldeyer.)

Von den zwei genetisch verschiedenen Schichten des Zottenüberzugs wird an reifen Placenten wie schon früher beschrieben wurde, bald die eine, bald die andere in stärkerer Entwicklung angetroffen, ja es kann auch stellenweise zu vollständiger Rückbildung entweder des Chorion- und des Zottenepithels oder des mütterlichen Syncytiums kommen.

6. Die Nabelschnur.

Die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) stellt die Verbindung zwischen dem Mutterkuchen und dem embryonalen Körper her (Fig. 170). Sie ist ein Strang, etwa so dick, wie der kleine Finger (11—13 mm), und erreicht die beträchtliche Länge von 50—60 cm. Fast immer zeigt sie eine sehr ausgeprägte spirale Drehung, die, vom Embryo aus gerechnet, in der Regel von links nach rechts verläuft.

Häufig sind knotenartige Verdickungen der Nabelschnur, die eine doppelte Ursache haben können. Meist beruhen sie auf einer hie und da stärker erfolgten Entwicklung der bindegewebigen Grundsubstanz (falsche Knoten). Seltener sind sie durch eine Verschlingung der Schnur in der Weise entstanden, dass der Embryo bei seinen Bewegungen, die er im Fruchtwasser ausführt, durch Zufall durch eine Schlinge der Schnur hindurchschlüpft und sie zu einem Knoten allmählich zuzieht. Die Verdickung stellt dann im Unterschied zu dem falschen einen wahren Knoten dar.

Die Anheftung der Nabelschnur am Mutterkuchen erfolgt gewöhnlich in seiner Mitte oder in der Nähe der Mitte (Insertio centralis). Doch sind Ausnahmen von der Regel nichts Seltenes. So unterscheidet man noch eine Insertio marginalis und eine Insertio velamentosa. Im ersten Fall verbindet sich die Nabelschnur mit dem Rande des Mutterkuchens; im zweiten Fall trifft sie überhaupt nicht mit dem Mutterkuchen zusammen, sondern heftet sich in geringerer oder grösserer Entfernung von seinem Rand an die Eihäute selbst an und sendet von da die sich ausbreitenden, starken Verzweigungen ihrer Gefässe nach der Placentarstelle hin.

Der Mensch unterscheidet sich von fast allen übrigen Säugethieren durch den Besitz einer langen, dünnen Nabelschnur. Ihre Entstehung wird bei ihm durch die mächtige Ausdehnung des Amnionsackes hervorgerufen. Während der Sack Anfangs dem embryonalen Körper dicht aufliegt, hat er sich später so ausgedehnt (vergl. Fig. 168 und Fig. 170), dass er die ganze Höhle der Eiblase ausfüllt und sich überall der Innenfläche des Chorion fest anschmiegt. Hierdurch werden mehr und mehr die übrigen Gebilde, welche aus dem Hautnabel des Embryo in die ausserembryonale Leibeshöhle treten und sich zum Chorion begeben, wie der Dottersack mit seinen Gefässen, der dünne Allantoiscanal mit seiner Bindegewebshülle und den Nabelgefässen, vom Amnion umwachsen und schliesslich zu einem dünnen Strang zusammengedrängt.

Anfangs ist die Nabelschnur kurz, indem sie in gerader Richtung den Bauchnabel des Embryo mit den Eihüllen verbindet; später verlängert sie sich in hohem Grade und legt sich dabei in dem Fruchtwasser in Windungen.

Ihr Bau wechselt zu den verschiedenen Zeiten der Schwangerschaft entsprechend den Veränderungen, welche der Dottersack und die Allantois mit ihren Gefässen erleiden.

Eine genauere Beschreibung ihres feineren Baues will ich nur vom Ende der Schwangerschaft geben und hierbei folgende Theile näher in das Auge fassen: 1) die WHARTON'sche Sulze, 2) die Nabelgefässe, 3) die Reste der Allantois, des Dottergangs, der Vasa omphalomesenterica, 4) die Amnionscheide.

1) Die WHARTON'sche Sulze bildet die gemeinsame Grundmasse, in welcher die übrigen Theile eingebettet sind. Sie stellt ein Gallert- oder Schleimgewebe dar. In einer weichen, gallertigen Substanz verlaufen Züge von Bindegewebsfibrillen und elastischen Fasern, die, je jünger die Nabelschnur ist, um so spärlicher entwickelt sind. Sie sind untereinander zu einem Netzwerk verbunden, dessen Maschen an einzelnen Stellen enger als an anderen sind. Die Zellen des gallertigen Bindegewebes sind theils spindelige, theils sternförmige Elemente, letztere mit weithin verzweigten Ausläufern.

2) Die Nabelgefässe bestehen aus zwei starken Arterien (Art. umbilicales), welche das Blut vom Embryo in den Mutterkuchen führen, und aus einer weiten Vena umbilicalis, in welcher das Blut wieder zum Embryo, nachdem es den Placentarkreislauf durchgemacht hat, zurückfliesst. Die beiden Arterien sind in Spiraltouren, wie die Nabelschnur selbst, aufgewunden und untereinander durch eine Queranastomose nahe an ihrem Eintritt in den Mutterkuchen verbunden. Sie sind sehr contractil und zeigen eine dicke, aus Quer- und Längsfasern zusammengesetzte Muskelhaut (Tunica muscularis).

3) Der Allantoiscanal und der Dottergang, welche in den ersten Monaten der Schwangerschaft wesentliche Bestandtheile der Nabelschnur sind, bilden sich später zurück und sind am Ende des embryonalen Lebens nur noch in unbedeutenden Resten vorhanden, wie von Kölliker, Ahlfeld und Ruge gezeigt worden ist. Die Canäle verlieren ihr Lumen; es entstehen in der Wharton'schen Sulze solide Stränge von Epithelzellen; schliesslich schwinden dieselben auch noch zum Theil, so dass nur hie und da sich Züge und Nester von Epithelzellen erhalten haben. Die Dottergefässe (Vasa omphalo-mesenterica), welche am Anfang der Entwicklung eine Rolle spielen, werden bald unansehnlich und treten hinter den mehr und mehr sich vergrössernden Nabelgefässen zurück. In der reifen Nabelschnur sind sie sehr selten nachzuweisen (Ahlfeld); gewöhnlich sind sie vollständig rückgebildet.

4) Am Anfang der Entwicklung bildet das Amnion um den Allantoiscanal und Dottergang eine Scheide, die sich abtrennen lässt. Später ist die Scheide mit der Wharton'schen Sulze fest verschmolzen, die Ansatzstelle am Nabel ausgenommen, an welcher sie sich eine kurze Strecke weit als besonderes Häutchen abziehen lässt.

Verhalten der Eihäute während und nach der Geburt.

Zum Schluss der Besprechung der Eihäute mögen schliesslich noch einige Bemerkungen über ihr weiteres Schicksal bei der Geburt einen Platz finden.

Am Ende der Schwangerschaft, mit Beginn der Wehen, erhalten die Eihüllen, welche um den Embryo eine mit Fruchtwasser gefüllte Blase herstellen, einen Riss, sowie die Zusammenziehungen der Musculatur der Gebärmutter eine gewisse Stärke erreicht haben. Der Riss entsteht gewöhnlich an der Stelle, wo die Blasenwand durch den Muttermund nach aussen hervorgepresst wird (Blasensprung). In Folge dessen fliesst jetzt das Fruchtwasser ab.

Unter weiterem und verstärktem Fortgang der Wehen wird hierauf das Kind durch den Riss der Eihüllen hindurch aus der Gebärmutter ausgetrieben, es wird geboren, während Mutterkuchen und Eihüllen meist noch kurze Zeit in der Uterushöhle zurückbleiben. Gleich nach der Geburt muss die Verbindung zwischen Kind und Eihüllen künstlich getrennt werden, indem die Nabelschnur in einiger Entfernung vom Nabel unterbunden und abgeschnitten wird.

Schliesslich lösen sich auch noch die Eihüllen mit der Placenta von der Innenfläche der Gebärmutter ab und werden durch erneute Wehen als Nachgeburt nach aussen entleert. Die Ablösung findet in der spongiösen Schicht der Decidua vera und Decidua serotina statt, etwa in der Gegend, welche in dem von Leopold gegebenen Schema (Taf. II) als Trennungslinie bezeichnet ist. Die Nachgeburt setzt sich sowohl aus den kindlichen als auch aus den mütterlichen Eihäuten zusammen, die untereinander ziemlich fest verwachsen sind: 1) aus dem Amnion, 2) dem Chorion, 3) der Decidua reflexa, 4) der Decidua vera, 5) dem Mutterkuchen (Placenta uterina und Placenta foetalis). Trotz der Verwachsung ist eine theilweise Loslösung der einzelnen Häute von einander noch möglich.

Nach der Geburt stellt die Innenfläche der Gebärmutter eine einzige grosse Wundfläche dar, da zahlreiche Blutgefässe bei der Ablösung der Placenta und der Deciduae zerrissen worden sind. Auch in den

ersten Tagen des Wochenbettes stossen sich noch von ihr Fetzen der bei der Geburt zurückgebliebenen, spongiösen Schicht der Decidua vera und serotina ab. Nur die tiefste Lage der Schleimhaut erhält sich unmittelbar auf der Musculatur der Gebärmutter. Sie besitzt noch Reste des cylindrischen Epithels der Uterindrüsen, wie schon früher hervorgehoben wurde. Im Laufe mehrerer Wochen wandelt sie sich unter lebhaften Wucherungsprocessen in eine normale Schleimhaut wieder um, wobei wahrscheinlich das Epithel ihrer Oberfläche aus den erhalten gebliebenen Resten des Drüsenepithels seinen Ursprung nimmt.

Zusammenfassung.

1) Das menschliche Ei setzt sich gewöhnlich im Grund der Gebärmutter (Fundus uteri) zwischen den beiden Einmündungen der Eileiter fest und wird von Falten der Schleimhaut umwachsen und in eine Kapsel eingeschlossen.

2) Die Schleimhaut der Gebärmutter bildet sich zu den mütterlichen Hüllen für das Ei, den Deciduae, aus, die als Decidua serotina, reflexa und vera unterschieden werden.

a) Die Decidua serotina ist der Theil der Schleimhaut, welchem das Ei nach seinem Eintritt in die Gebärmutter direct aufliegt, und an welchem sich später der Mutterkuchen entwickelt.

b) Die Decidua reflexa ist der um das Ei herumgewucherte Theil.

c) Die Decidua vera entsteht aus der übrigen, die Gebärmutterhöhle auskleidenden Schleimhaut.

3) Bei der Bildung der Deciduae oder hinfälligen Eihäute erleidet die Uterusschleimhaut tiefgreifende Veränderungen ihrer Structur und sondert sich unter starker Wucherung der Uterindrüsen und unter theilweisem Schwund ihres Epithels in eine innere, compacte und in eine äussere, spongiöse Schicht.

4) Aus der Wand der Keimblase, soweit sie nicht zur Bildung des Embryo selbst verwandt wird, entwickeln sich die kindlichen Eihüllen, die im Ganzen mit den Eihüllen der übrigen Säugethiere an Zahl und in der Art ihrer Entstehung übereinstimmen, im Einzelnen aber nicht unwichtige Modificationen darbieten, die im Wesentlichen folgende sind:

a) Das Amnion schliesst sich von vorn nach hinten, bleibt am hinteren Ende des Embryo durch einen kurzen Zipfel mit der serösen Hülle (dem späteren Chorion) verbunden und trägt so zur Entstehung des sogenannten Bauchstiels menschlicher Embryonen bei.

b) Die Allantois wächst nicht als freie Blase in den ausserembryonalen Theil der Leibeshöhle hinein, sondern schiebt sich als enger Canal an der unteren Fläche des in einen Zipfel ausgezogenen Amnion bis zum Chorion hin und liefert so den Haupttheil des Bauchstiels.

c) Der Dottersack wird zu einem ausserordentlich kleinen Bläschen und steht durch einen langen, fadenförmigen Stiel (den Dottergang) mit dem embryonalen Darm in Verbindung.

d) Durch Vergrösserung des Amnion, welches schliesslich die ganze Eiblase ausfüllt (Zunahme des Fruchtwassers), werden Allantois-

canal und Dottergang mit den Nabel- und Dottergefässen vollständig umwachsen und mit der Amnionscheide umgeben, wodurch die Nabelschnur (Funiculus umbilicalis) entsteht, eine strangförmige Verbindung zwischen der Innenfläche der Eihaut und dem Bauchnabel des Embryo.

e) Die seröse Hülle entwickelt ausserordentlich frühzeitig (2. Woche) Zotten auf ihrer ganzen Oberfläche und wird, indem das Bindegewebe der Allantois in sie hineinwächst, zur Zottenhaut (Chorion).

f) Die Zottenhaut sondert sich in ein Chorion laeve und ein Chorion frondosum:

α) Zum Chorion laeve wird derjenige Theil, welcher der Decidua reflexa anliegt und mit ihr sich durch die im Wachsthum zurückbleibenden Zöttchen fest verbindet.

β) Zum Chorion frondosum gestaltet sich der an die Decidua serotina angrenzende Abschnitt, in welchem die Zöttchen zu mächtigen, vielfach verzweigten Büscheln auswachsen.

5) Dadurch, dass die Zottenbüschel des Chorion frondosum in die Decidua serotina hineindringen und sich mit ihr fest verbinden, entsteht ein besonderes Ernährungsorgan für den Embryo, der Mutterkuchen oder die Placenta.

6) An der Placenta unterscheidet man den kindlichen und den mütterlichen Antheil: 1) die Placenta foetalis oder das Chorion frondosum und 2) die Placenta uterina oder die ursprüngliche Decidua serotina.

a) Die Placenta foetalis besteht

erstens aus der Membrana chorii, in welcher sich die Hauptäste der Umbilicalgefässe ausbreiten, und an welcher sich die Nabelschnur gewöhnlich in der Mitte (Insertio centralis), seltener am Rand (Insertio marginalis), noch seltener vom Rand entfernt (Insertio velamentosa) ansetzt.

Zweitens besteht sie aus Büscheln von Chorionzotten, von denen die Haftwurzeln mittelst ihrer Enden mit der Uterusschleimhaut fest verwachsen sind, während die freien Ausläufer in die cavernösen Bluträume der Placenta uterina hineinhängen.

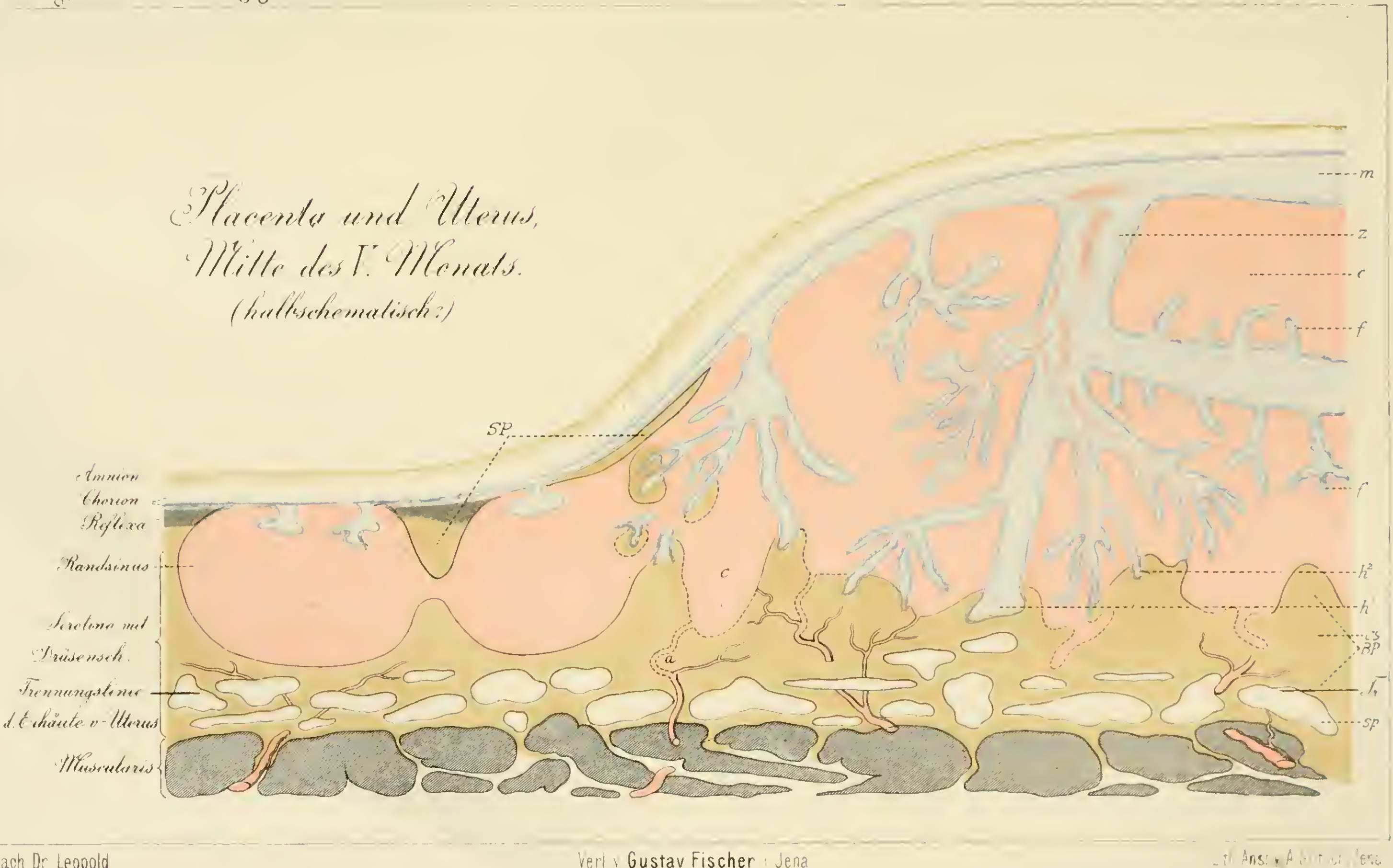
b) Die Placenta uterina setzt sich wie die Decidua vera aus einer compacten, bei der Geburt sich ablösenden Schicht (Pars caduca) und aus einer spongiösen Schicht zusammen, in welcher die Ablösung erfolgt, und von der ein Theil auf der Musculatur zurückbleibt (Pars fixa).

Die compacte Schicht (Basalplatte Winkler's) sendet Scheidewände (Septa placentae) zwischen die Chorionzotten hinein und theilt sie dadurch in einzelne Bündel, die Cotyledonen, ab.

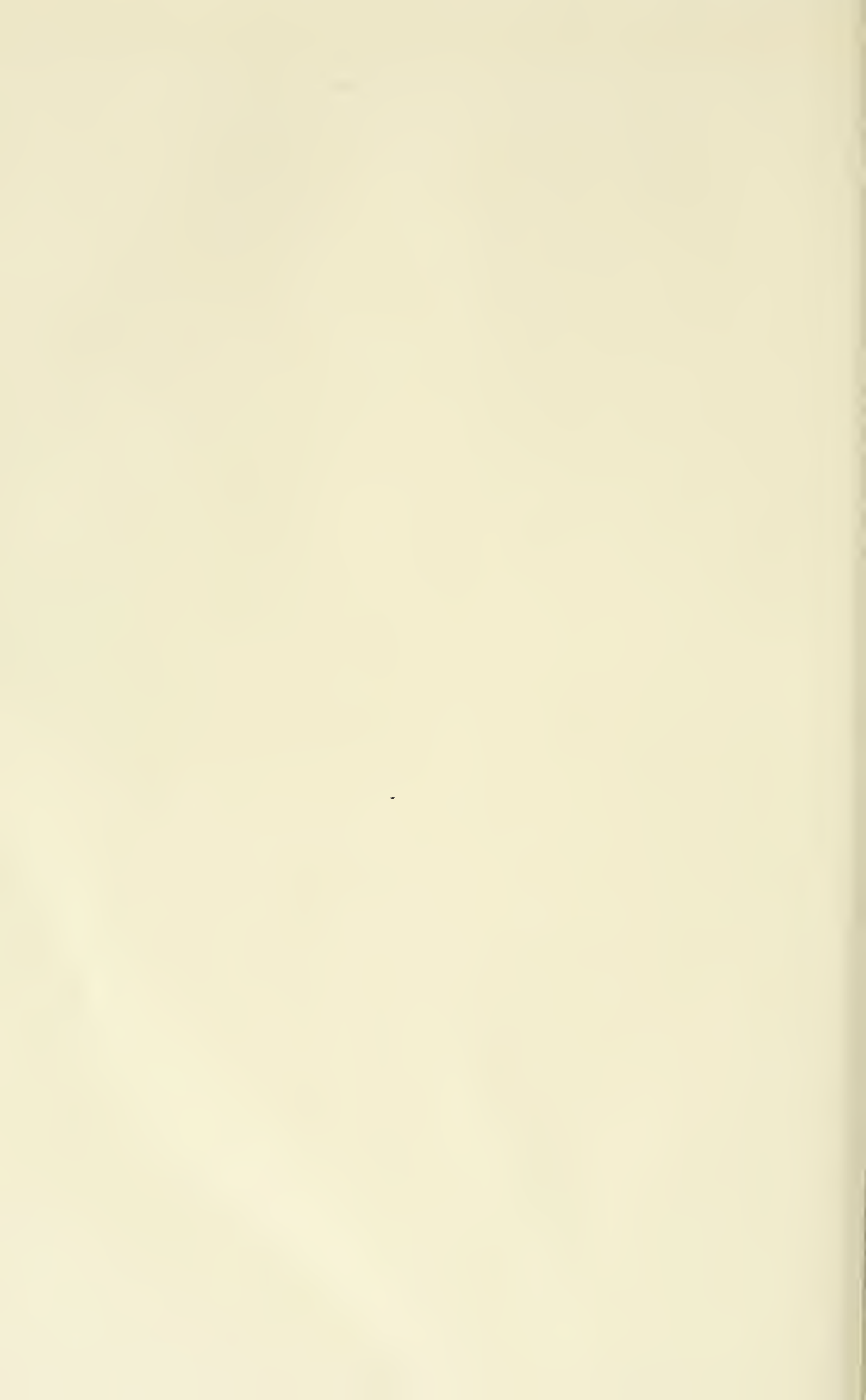
Zwischen Arterien und Venen, die in der Basalplatte und den Septen ihren Weg nehmen, sind ausserordentlich weite Blutgefässräume eingeschaltet, in welche die Zotten frei hineinzuhängen scheinen.

Die Blutgefässräume sind sehr wahrscheinlich ausserordentlich erweiterte, mütterliche Capillaren, in welchem Falle man erwarten darf, dass die Chorionzotten auf ihrer Oberfläche noch von einer sehr dünnen Schicht mütterlichen Gewebes überzogen werden.

7) Bei der Geburt lösen sich die Deciduae oder hinfälligen Eihäute innerhalb der spongiösen Schicht von der Gebärmutter ab und bilden nebst den kindlichen Eihüllen und dem Mutterkuchen die Nachgeburt.



Nach Dr Leopold — Verl. v. Gustav Fischer in Jena



8) Eine normale Schleimhaut entwickelt sich in den ersten Wochen nach der Geburt aus den auf der Musculatur zurückgebliebenen Resten der spongiösen Schicht und aus den Resten der Uterindrüsen, aus deren Epithel sich wahrscheinlich das Schleimhautepithel wieder regenerirt.

Literatur.

Friedr. Ahlfeld. *Beschreibung eines sehr kleinen menschlichen Eies. Arch. f. Gynäkologie. Bd. XIII. 1878.*

Herm. Beigel *u.* **Ludw. Loewe.** *Beschreibung eines menschlichen Eichens aus der 2. bis 3. Woche der Schwangerschaft. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XII. 1877.*

Beigel. *Der drittkleinste bisher bekannte menschliche Embryo. Archiv für Gynäkologie. Bd. XIII. 1878.*

G. Braun. *Ein Abortivei aus dem 3. Schwangerschaftsmonat. Centralblatt f. Gynäkologie. Jahrg. XIII. 1889.*

K. Breus. *Ueber ein menschliches Ei aus der 2. Woche der Gravidität. Wiener medicin. Wochenschrift. 1877.*

Bumm. *Ueber die Entwicklung des mütterlichen Blutkreislaufs in der menschl. Placenta. Arch. f. Gynäkol. Bd. 43.*

Chiarugi. *Anatomie d'un embryon humain de la longueur de mm 2,6 en ligne droite. Archives italiennes de biologie. T. VI. 1889.*

M. Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisées. 1847 bis 1859.*

A. Ecker. *Icones Physiologicae. Leipzig 1852—59.*

Derselbe. Beiträge zur Kenntniss der äusseren Form jüngster menschlicher Embryonen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1880.

H. Fol. *Description d'un embryon humain de cinq millimètres et six dixièmes. Recueil zool. Suisse. Tom. I.*

Gottschalk. *Ein Uterus gravidus aus der 5. Woche der Lebenden entnommen. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XXIX.*

Derselbe. Weitere Studien über die Entwicklung der menschlichen Placenta. Archiv für Gynäkologie 1891. Bd. XL.

Heinricius. *Ueber die Entwicklung und Structur der Placenta beim Hunde. Archiv für mikrosk. Anat. Bd. XXXIII. 1889.*

Heinz. *Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der menschlichen Placenta. Arch. f. Gynäkologie. Bd. XXXIII. 1888.*

Hofmeier. *Zur Anatomie der Placenta. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XXXV. 1889.*

Derselbe. Die menschliche Placenta. Wiesbaden 1890.

His. *Zur Kritik jüngerer menschlicher Embryonen. Arch. f. Anat. und Entwicklungsgesch. Jahrg. 1880.*

Derselbe. Anatomie menschlicher Embryonen. Leipzig 1880, 82.

Kastschenko. *Das menschliche Chorionepithel und dessen Rolle bei der Histogenese der Placenta. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1885.*

Keibel. *Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Placenta. Anatomischer Anzeiger. IV. Jahrg. 1889.*

A. Kölliker. *Der W. Krause'sche menschliche Embryo mit einer Allantois. Ein Schreiben an Herrn Prof. His. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.*

K. Köster. *Ueber die feinere Structur der menschlichen Nabelschnur. Inaugural-Dissert. Würzburg 1868.*

Kollmann. *Die menschlichen Eier von 6 mm Grösse. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. Jahrg. 1879.*

Derselbe. Die Körperform menschlicher normaler und pathologischer Embryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889. Suppl.-Bd.

Hans Kundrat *u.* **G. J. Engelmann.** *Untersuchungen über die Uterusschleimhaut. Medicin. Jahrbücher. Wien 1873.*

Kupffer. *Decidua und Ei des Menschen am Ende des ersten Monats. Münchener medicin. Wochenschrift. 1888.*

W. Krause. *Ueber die Allantois des Menschen. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875.*

Derselbe. Ueber zwei frühzeitige menschliche Embryonen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Vol. XXXV. 1880.

Derselbe. Ueber die Allantois des Menschen. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XXXVI. 1881.

Kossmann. *Zur Histologie der Chorionzotten des Menschen. Festschrift z. siebenzigsten Geburtstage Rudolf Leuckarts 1892.*

Th. Langhans. *Zur Kenntniss der menschlichen Placenta. Archiv für Gynäkologie. Bd. I.*

Derselbe. Die Lösung der mütterlichen Eihäute. Arch. f. Gynäkologie. B. VIII. 1875.

Derselbe. Untersuchungen über die menschliche Placenta. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrg. 1877.

Derselbe. Ueber die Zellschicht des menschlichen Chorion. Beiträge zur Anatomie und Embryologie. Festgabe für Jacob Henle. 1882.

G. Leopold. *Studien über die Uterusschleimhaut während der Menstruation, Schwangerschaft und Wochenbett. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XI u. XII. 1877.*

Derselbe. Die Uterusschleimhaut während der Schwangerschaft und der Bau der Placenta. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XI. 1877.

Derselbe. Ueber den Bau der Placenta. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XXXV. 1889.

L. Loewe. *In Sachen der Eihäute jüngster menschlicher Eier. Archiv für Gynäkologie. Bd. XIV. 1879.*

F. Mall. *A human embryo twenty-six days old. Journal of Morphology. Vol. V.*

Derselbe. A human embryo of the second week. Anat. Anz. 1893. S. 630.

Charles S. Minot. *Uterus and embryo. I. Rabbit. II. Man. Journal of Morphology. Vol. II. 1889.*

Derselbe. A theory of the structure of the placenta. Anat. Anz. 1891.

Osborn. *The foetal membrans of the Marsupials. Journal of Morphology. Vol. I. 1887.*

Phisalix. *Étude d'un embryon humain de 10 millimètres. Archives de zoologie expérimentale Sér. II. T. VI. 1888.*

Reichert. *Beschreibung einer frühzeitigen menschlichen Frucht im bläschenförmigen Bildungszustande, nebst vergleichenden Untersuchungen über die bläschenförmigen Früchte der Säugethiere und des Menschen. Abhandl. der Königl. Akademie der Wissenschaften zu Berlin. 1873.*

Rohr. *Die Beziehungen der mütterlichen Gefässe zu den intervillösen Räumen. Virchow's Archiv. Bd. CXV. 1889.*

Romiti. *Ueber die Structur der menschlichen Placenta. Atti della R. Academia dei Filocritici di Siena. Vol. III. Referat in Schwalbe's Jahresbericht. 1879.*

Carl Ruge. *Die Eihüllen des in der Geburt befindlichen Uterus. S. 113—151 in* **Karl Schröder.** *Der schwangere und kreissende Uterus. Bonn 1886.*

B. S. Schultze. *Die genetische Bedeutung der velamentalen Insertion des Nabelstranges. Jenaische Zeitschrift. Bd. III. 1867.*

Derselbe. Das Nabelbläschen, ein constantes Gebilde in der Nachgeburt des ausgetragenen Kindes. Leipzig 1861.

Derselbe. Ueber velamentale und placentale Insertion der Nabelschnur. Archiv f. Gynäkologie. Bd. XXX.

Selenka. *Zur Entstehung der Placenta des Menschen. Biologisches Centralblatt. Band X. 1891.*

Ferdinand Graf Spee. *Beobachtungen an einer menschlichen Keimscheibe mit offener Medullarrinne und Canalis neurentericus. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889.*

H. Strahl. *Untersuchungen über den Bau der Placenta. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889.*

Derselbe. Die menschliche Placenta. Merkel, Bonnet's Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgeschichte. Bd. II. 1892.

Allen Thomson. *Contributions to the history of the structure of the human ovum and embryo before the third week after conception, with a description of some early ova. Edinburgh Med. Surg. Journal. Vol. LII. 1839.*

Turner. *Observations on the structure of the human placenta. The Journal of Anatomy and Physiology. Vol. VII. 1873.*

Derselbe. Some general observations on the placenta with especial reference to the theory of evolution. The Journal of Anatomy and Physiology. Vol. XI. 1877.

Derselbe. On the placentation of the Apes with a comparison of the structure of their placenta with that of the human female. Philosophical Transactions of the Royal Society of London. 1878. Vol. CLXIX. P. II.

Virchow. *Gesammelte Abhandlungen zur wissenschaftl. Medicin. Frankfurt a. M. 1856.*

Waldeyer. *Ueber den Placentarkreislauf des Menschen. Sitzungsberichte der Kgl. Preuss. Akad. der Wissensch. zu Berlin. Heft VI. 1887, 3. Februar.*

A. Walker. *Der Bau der Eihäute bei Graviditas abdominalis. Virchow's Arch. Bd. CVII.*

Winkler. *Zur Kenntniss der menschlichen Placenta. Arch. f. Gynäkologie. Bd. IV. 1872.*

ZWEITER HAUPTTHEIL.



Im ersten Theil des Lehrbuchs, welcher über die grundlegenden Anfangsprocesse der Entwicklung handelte, wurde gezeigt, wie aus den embryonalen Zellen, den Abkömmlingen des Furchungsprocesses, mehrere Zellenschichten, das obere, das mittlere und das untere Keimblatt und das in alle Lücken zwischen ihnen sich hineinschiebende Mesenchym gebildet werden. Im weiteren Fortgang der Entwicklung geht jede dieser Hauptschichten, welche Carl Ernst v. Baer die Fundamentalorgane des thierischen Körpers genannt hat, eine Reihe mannichfaltiger Veränderungen ein und wandelt sich in Folge derselben allmählich in die einzelnen Organe des fertigen Körpers um.

Das Studium der Organentwicklung bildet das Thema für den zweiten Theil dieses Lehrbuchs.

Eine Eintheilung des hier vorzutragenden, umfangreichen Materials wird am besten vorgenommen im Hinblick auf die einzelnen Keimblätter, von denen sich die verschiedenen Organe ableiten lassen, wie dies zuerst von Remak in seinem bahnbrechenden Werk „Untersuchung über die Entwicklung der Wirbelthiere" versucht worden ist.

Von vornherein muss aber hierbei darauf aufmerksam gemacht werden, dass das Eintheilungsprincip der Organe nach den Keimblättern nur mit einer gewissen Einschränkung durchführbar ist. Denn die fertigen Organe des Erwachsenen sind gewöhnlich zusammengesetzte Bildungen, die sich nicht aus einer, sondern aus zwei oder sogar aus drei embryonalen Schichten aufbauen. So entwickelt sich zum Beispiel der Muskel aus Zellen des mittleren Keimblattes und des Mesenchyms. Die Zähne entstehen aus letzterem und dem äusseren Keimblatt, der Darmcanal mit seinen Drüsen enthält Elemente aus drei Schichten, aus dem inneren und dem mittleren Keimblatt, sowie aus dem Mesenchym. Wenn man trotzdem diese Organe als Abkömmlinge eines Keimblattes aufführt, so geschieht es aus dem Grunde, weil die verschiedenen Gewebe für den Aufbau und die Function eines Organs von ungleicher Bedeutung sind und weil die wichtigen Bestandtheile vorzugsweise von einem Keimblatt geliefert werden. So wird die Structur und die Function der Leber oder des Pancreas in erster Linie von den Drüsenzellen bestimmt, welche vom inneren Keimblatt abstammen, während Bindegewebe, Blutgefässe, Nerven, seröser Ueberzug zwar auch zum Ganzen der genannten Drüse hinzugehören, aber von minderer Bedeutung sind, weil auf ihnen nicht die charakteristischen Eigenschaften

der Leber oder eines Pancreas beruhen. In der Anatomie und Physiologie des Muskels ist das Muskelgewebe, bei den Sinnesorganen das Sinnesepithel das Bedeutungsvollere.

Von derartigen Gesichtspunkten geleitet, hat man ein gutes Recht, die Drüsen des Darms als Organe des inneren Keimblattes, die Muskeln, Geschlechts- und Harnorgane als dem mittleren Keimblatt angehörig, und das Nervensystem mit den Sinnesorganen als Producte des äusseren Keimblattes zu bezeichnen.

Somit gliedert sich die Lehre von der Entwicklungsgeschichte der Organe des thierischen Körpers in vier Hauptabschnitte:

1) in die Lehre von den Bildungsproducten des inneren Keimblattes,
2) des mittleren Keimblattes,
3) des äusseren Keimblattes,
4) des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

VIERZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des inneren Keimblattes.

Das Darmrohr mit seinen Anhangsorganen.

Nach Abschluss der Keimblattbildung und der im zehnten Capitel dargestellten ersten Gliederungsprocesse besteht der Körper der Wirbelthiere aus zwei einfachen, in einander gesteckten Röhren (Taf. I, Fig. 7 u. 10): aus dem inneren, kleineren Darmrohr und aus dem durch die Leibeshöhle (*lh'*) von ihm getrennten Rumpfrohr, von denen ein jedes aus mehreren der primitiven Zellschichten des Keimes gebildet wird.

Das Darmrohr, dessen weitere Entwicklung uns zunächst beschäftigen wird, setzt sich aus zwei Epithelblättern zusammen, aus dem Darmdrüsenblatt und dem die epitheliale Auskleidung der Leibeshöhle liefernden, visceralen Mittelblatt, beide von einander geschieden durch das um diese Zeit noch wenig entwickelte Mesenchym. Von den drei Schichten ist ohne Frage das Darmdrüsenblatt die wichtigste, da von ihm die weiteren Sonderungsprocesse in erster Linie ausgehen und da von der Thätigkeit seiner Zellen die physiologischen Leistungen des Darmcanals bestimmt werden.

Die Veränderungen, die im weiteren Verlauf der Entwicklung eintreten, lassen sich am besten in drei Gruppen sondern. Erstens tritt das Darmrohr mit der Körperoberfläche durch eine grössere Anzahl von Oeffnungen, durch Schlundspalten, durch Mund und After, in Verbindung. Zweitens wächst es ausserordentlich in die Länge und sondert sich hierbei in Speiseröhre, Magen, Dünn- und Dickdarm mit ihren eigenthümlich umgeänderten Aufhängebändern (Mesenterien und Netzen). Drittens nehmen aus und in den Wandungen des Darmrohrs zahlreiche, meist zu dem Verdauungsgeschäft in Beziehung stehende Organe ihren Ursprung.

I. Die Bildung der Oeffnungen des Darmcanals.

A. Die Entwicklung des Afters und des Schwanzes.

Am Anfang der Entwicklung öffnet sich das Darmrohr an der Oberfläche des Keimes durch den Urmund (Primitivrinne), welcher den Ort bezeichnet, an welchem sich auf dem Stadium der Keimblase das

innere und das mittlere Keimblatt eingestülpt haben (Cap. V u. VI, Fig. 59, 62, 68, 69, 94 *u*). Diese Oeffnung, welche sich im Stamm der Coelenteraten dauernd erhält, ist bei den Wirbelthieren der Hauptsache nach nur eine vergängliche Bildung.

Wie schon früher gezeigt wurde (S. 145), beginnen am Urmund gleich nach seiner ersten Entstehung seine Ränder von vorn nach hinten zu verwachsen. Auf diese Weise müsste der Urmund bald zu einem vollständigen Schwund kommen, wenn er sich nicht nach rückwärts durch Wachsthum in demselben Maasse vergrösserte, als er nach vorn durch den Verschluss verliert. So erklärt es sich, dass man auf den verschiedensten Embryonalstadien, bei Embryonen von 2, 10, 20, 25 Ursegmenten u. s. w. immer am jeweilig hinteren Ende ein Stück Urmund (Primitivrinne) vorfindet, an welchem der Verschluss noch nicht erfolgt ist (Fig. 103 *pr*). Aus diesem Urmundrest gehen schliesslich auf einem gewissen Stadium zwei verschiedene Bildungen hervor, der oft erwähnte Canalis neurentericus, welcher selbst nur vergänglicher Art ist, und der After, der einzige Theil vom Erwachsenen, welcher vom weit ausgedehnten Urmundgebiet des Embryo seine Herkunft ableitet.

Am besten lässt sich die Entstehung des Afters bei den Amphibien verfolgen. Untersuchungen von SCHANZ, V. ERLANGER, GÖTTE, ROBINSON, von mir und von ZIEGLER haben zu ziemlich übereinstimmenden Ergebnissen geführt.

Wir beginnen von dem Stadium, wo der offene Theil des Urmunds am Froschei einen kleinen Ring bildet, aus welchem der Dotterpfropf als helle Masse nach aussen hervorschaut (Fig. 179 *A*). Von jetzt ab



Fig. 179. *A—E* **Oberflächenbilder von Rana temp.** nach ZIEGLER. Aus dem Anatomischen Anzeiger 1892.

geht im Laufe weniger Stunden, wie sich an ein und demselben Ei bei continuirlicher Beobachtung leicht verfolgen lässt, die ringförmige in eine spaltförmige Oeffnung (Primitivrinne) über, indem linker und rechter Urmundrand einander entgegenwachsen. In der Mitte der Rinne verdicken sich die beiden Urmundränder, verwachsen mit einander und zerlegen die Rinne dadurch in eine vordere und in eine hintere kleine Oeffnung (Fig. 179 *B* u. *C*). Die vordere wird zum Canalis neurentericus, die hintere dagegen zum After. Die sie trennende, durch Verwachsung gebildete Brücke liefert die Anlage des Schwanzes, an dessen Wurzel der After zu liegen kommt; sie kann daher als Schwanzknospe bezeichnet werden.

Das in der Schwanzknospe enthaltene Zellenmaterial ist seiner Entstehung nach ursprünglich auf zwei durch den Urmund getrennte Hälften vertheilt gewesen und hat sich erst durch Verschmelzung zu einer un-

paaren Knospe vereinigt. Es erklären sich hieraus interessante Missbildungen von Lachs- und Froschembryonen, bei denen zuweilen eine Verdoppelung des Schwanzes mit einer ausgedehnten Urmundspalte (siehe Seite 154) verbunden ist.

Die weitere Entwicklung von Canalis neurentericus, Schwanz und After gestaltet sich nun folgendermaassen:

Indem sich die Medullarwülste weiter nach hinten ausdehnen, kommt die vordere Urmundöffnung oder der Canalis neurentericus bald in ihr Bereich zu liegen und wird, wenn sie sich zum Nervenrohr schliessen, von aussen nicht mehr sichtbar (Fig. 179 *D* u. *E*). Es tritt jetzt der von KOWALEVSKY und GÖTTE zuerst beschriebene Zustand ein, wo Nervenrohr und Darmcanal zusammen ein U-förmig beschaffenes Rohr bilden, an dessen Umbiegungsstelle der Canalis neurentericus gelegen ist (Fig. 180). — An der Oberfläche des Embryos ist als letzter auf den Urmund zurückzuführender Rest nur noch ein kleines Grübchen, der After, zu sehen (Fig. 179 *E*). Ueber diesen wächst von oben her die Schwanzknospe als Höcker herüber.

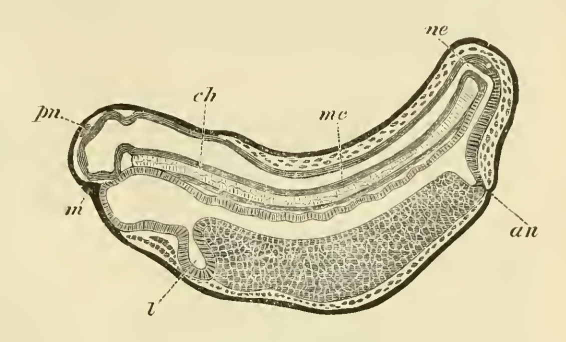


Fig. 180. **Längsdurchschnitt durch einen älteren Embryo von Bombinator** (nach GÖTTE). *m* Mund. *an* After. *l* Leber. *ne* Canalis neurentericus. *mc* Medullarrohr. *ch* Chorda. *pn* Zirbeldrüse.

Die Schwanzknospe kann gemäss ihrer ersten Entstehung durch Verschmelzung eines vor dem After gelegenen, kleinen, verdickten Bezirks der Urmundränder nicht als eine directe Verlängerung des ganzen Körpers, sondern nur als eine Fortsatzbildung der Rückenfläche betrachtet werden. Die ganze, ventral von Urmund und After gelegene Fläche des Rumpfes ist an ihrer Entstehung gar nicht betheiligt. Dadurch tritt der Schwanz in einen Gegensatz zum ganzen übrigen Rumpf. Man findet daher an seiner Zusammensetzung auch nur die in der Umgebung des Urmunds entstehenden Organe betheiligt, Nervenrohr, Chorda und Ursegmente, während Leibeshöhle, Geschlechtsorgane und Nieren sich nicht in ihn hinein fortsetzen. Ferner dringt auch vom inneren Keimblatt ein kleiner Strang in den Schwanz hinein, der, wie die Abbildung von Bombinator nach GÖTTE zeigt (Fig. 180), längere Zeit eine kleine Höhle einschliesst. Er wird in der Literatur meist als Schwanzdarm oder postanaler Darm bezeichnet. Später schwindet der Zellenstrang, nachdem er seine Höhlung verloren hat, und löst sich in anderes Gewebe auf.

Das Längenwachsthum des Schwanzes geschieht in derselben Weise, wie der ganze Körper in die Länge gewachsen ist. Da am Urmundrand äusseres, mittleres und inneres Keimblatt zusammentreffen und die median gelegenen Organe, Nervenrohr, Chorda und Ursegmente erzeugen, werden auch der Schwanzknospe die Anlagen von allen diesen Organen zuertheilt. Von der Wachsthumszone aus, die auf die Schwanzspitze gerückt ist, setzt sich, wie bei der Verlängerung des Rumpfes, Ursegment an Ursegment an.

In der weiteren Entwicklung des Afters sind mehrere Stadien zu unterscheiden. Zunächst zeigt die Afteröffnung die Beschaffenheit des Urmunds, aus dem sie sich ja herleitet. In ihrer Umgebung stehen daher (Fig. 181 *A*) eine Zeit lang alle drei Keimblätter in Zusammenhang unter einander. An der Afterlippe schlägt sich das äussere Keimblatt in das parietale Mittelblatt um, und einwärts davon geht wieder an der Darmlippe das viscerale Mittelblatt in das Darmdrüsenblatt über. Es besteht also auf diesem Stadium, genau genommen, noch keine directe Verbindung des äusseren mit dem inneren Keimblatt, sondern nur durch Vermittelung des Mittelblattes.

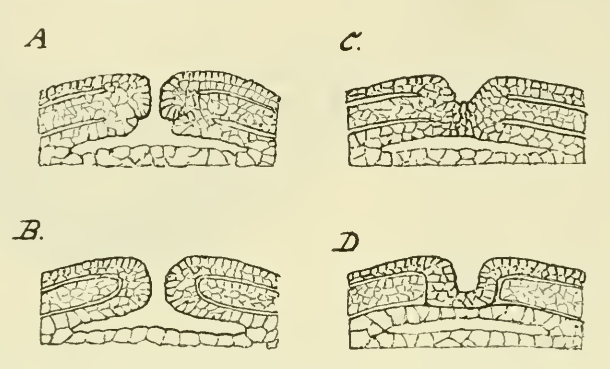


Fig. 181 *A—D*. **Vier Schemata, um die Umwandlung des letzten Theils des Urmunds in den After zu veranschaulichen.**

Dieser Zustand ändert sich auf dem nächsten Stadium dadurch, dass sich in der Aftergegend das mittlere Keimblatt aus dem oben beschriebenen Zusammenhang löst, einmal an der Afterlippe von dem äusseren Keimblatt, an der Darmlippe vom Darmdrüsenblatt (Fig 181 *B*). Die Leibessäcke haben sich dadurch allseitig abgeschnürt und geschlossen. In Folge dessen gehen erst jetzt äusseres und inneres Keimblatt an der Afteröffnung direct in einander über.

Hierbei scheinen bei den Amphibien zwei Modificationen vorzukommen, je nachdem der zum After werdende Urmundrest eine durchgängige Oeffnung besass oder durch Verlöthung seiner Ränder geschlossen war. Im ersten Falle ist auch die Afteröffnung (Fig. 181 *B*) jeder Zeit durchgängig und stellt ein Epithelrohr da, welches von aussen direct und unmittelbar, indem es das Mittelblatt durchbohrt, in den Enddarm führt.

Im zweiten Fall (Fig. 181 *C* u. *D*) grenzen zwar in der Aftergegend äusseres und inneres Keimblatt in Folge der Ablösung des Mittelblatts unmittelbar zusammen, bilden aber noch einen epithelialen Verschluss, die Aftermembran, eine meist dünne Epithellamelle, die aus je einer einfachen Lage von Ektodermzellen und von Entodermzellen besteht und sich zwischen Aftergrube und Höhle des Enddarms noch trennend dazwischen schiebt. Hier wird der After erst dadurch durchgängig, dass in der Mitte der epithelialen Verschlussmembran die Zellen aus einander weichen.

Was die Entstehung von Schwanz und After bei den übrigen Wirbelthieren betrifft, so scheint sie wohl überall in wesentlich derselben Weise wie bei den Amphibien vor sich zu gehen. Ueberall scheint ein

Schwanzdarm oder, besser gesagt, ein caudaler Entodermstrang angelegt zu werden; er ist schon an den verschiedensten Objecten von mehreren Forschern beobachtet worden, zuerst von KOWALEVSKY bei Amphioxus, bei den Accipenseriden, Selachiern, Knochenfischen, dann von GÖTTE, BOBRETZKY, BALFOUR, HIS, KÖLLIKER, GASSER, BRAUN, BONNET etc. bei den Amphibien, Selachiern, Vögeln (Fig. 104 *p. a. g.*) und Säugethieren. Bei den Selachiern (Scyllium) erreicht er zur Zeit seiner höchsten Entfaltung etwa ⅓ von der Länge des ganzen Darmcanals. Er zeigt an seinem Ende eine kleine, blasenförmige Erweiterung, die durch eine enge Oeffnung mit dem Nervenrohr zusammenhängt. Früher oder später bildet er sich bei allen Wirbelthieren zurück; er verliert seine Höhlung in den Fällen, wo er überhaupt eine solche besass, geht in einen soliden Epithelstrang über, löst sich darauf vom Afterdarm und vom Nervenrohr ab und schwindet dann vollständig. Damit hat auch der Canalis neurentericus als letzter Rest des Urmunds zu bestehen aufgehört.

Ueber die Afterbildung bei den Säugethieren mögen hier noch einige genauere Angaben nach der Darstellung von STRAHL, KÖLLIKER, BONNET, KEIBEL und GIACOMINI Platz finden. Schon bei Embryonen mit wenigen Ursegmenten ist die erste Anlage des Afters nachzuweisen. Während am vorderen Ende des Primitivstreifens sich der Canalis neurentericus findet, bildet sich an seinem hinteren Ende die

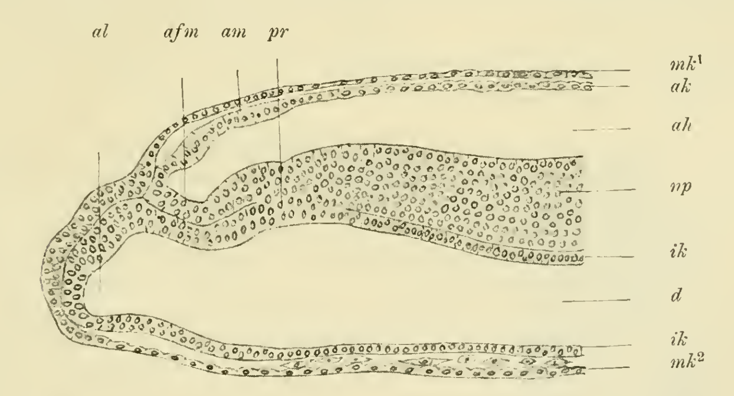


Fig. 182 *A*. **Medianschnitt durch das hintere Ende eines 16 Tage alten Schafembryo mit 5 Paar Ursegmenten,** nach BONNET.

al Allantois. *afm* Aftermembran. *am* Amnion. *ah* Amnionhöhle. *ak* äusseres Keimblatt und mk^1 mittleres Keimblatt, welches an der Amnionbildung betheiligt ist. *np* Uebergang der Nervenplatte in den Primitivstreifen. *pr* Primitivrinne in der Gegend des Canalis neurentericus. *ik* Darmdrüsenblatt. *mk* Darmfaserblatt. *d* Darmrohr.

Aftermembran aus, indem an einer kleinen Stelle das mittlere Keimblatt schwindet und Darmdrüsenblatt und Epidermis sich dicht aneinanderlegen, doch so, dass sie immer durch einen scharfen Contour gegen einander abgegrenzt bleiben (Fig. 182 *A afm*). Die Afteranlage findet sich mithin ursprünglich ganz dorsalwärts am hinteren Ende des Embryo. Der zwischen ihr und dem Canalis neurentericus gelegene Theil des Primitivstreifens bildet sich wie bei den Amphibien zur Schwanzknospe um. Er tritt auf einem etwas späteren Stadium, als in Fig. 182 *A* dargestellt ist, nach aussen als ein kleiner Höcker hervor, welcher sich allmählich zum Säugethier-Schwanz verlängert (Fig. 182 *B sch*). Der

im Höcker gelegene Canalis neurentericus wird von den Medullarwülsten umwachsen und bei ihrem vollständigen Verschluss in das Nervenrohr mit aufgenommen. Hierbei kommt es auch bei den Säugethieren zur Entwicklung eines kleinen, sich später rückbildenden Entodermstranges. Je mehr die Schwanzknospe nach aussen hervortritt (Fig. 182 *B sch*) und sich über die Aftermembran (*afm*) von oben herüberlegt, um so mehr rückt die ursprünglich ganz dorsal entstandene Aftergrube an die ventrale Seite des embryonalen Körpers; in Fig. 182 *B* ist sie zwischen der Schwanzwurzel (*sch*) und der Anlage der Allantois (*al*) aufzufinden. Die Zerreissung der Aftermembran erfolgt relativ spät, bei Wiederkäuern z. B. erst bei Embryonen, die älter als 24 Tage sind.

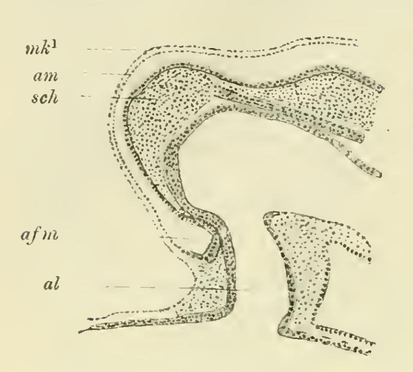


Fig. 182 *B*. **Medianschnitt durch das Schwanzende eines 18 Tage alten Schafembryo mit 23 Ursegmentpaaren**, nach Bonnet.
sch Schwanzknospe oder Endwulst. *am* Amnion. *mk*[1] Hautfaserblatt desselben. *afm* Aftermembran ventralwärts und nach vorn vom Endwulst gelagert. *al* Allantois.

In ähnlicher Weise wie bei den Säugethieren scheint die Entstehung des Afters bei den Vögeln zu erfolgen. Seine Eröffnung durch Zerreissen der Aftermembran geschieht beim Hühnchen nach den Angaben von Gasser und Kölliker am 15. Tage.

In der Frage der Afterentwicklung hat lange Zeit grosse Verwirrung geherrscht. Drei verschiedene Ansichten sind über sie aufgestellt worden.

Nach der älteren Auffassung (Kölliker, Balfour etc.) soll der After wie der Mund eine Neubildung sein und dadurch entstehen, dass sich am hinteren Körperende das äussere Keimblatt zu einer Grube einsenkt, welche später in den Enddarm durchbricht. Dem gegenüber behaupteten andere Forscher (Gasser, Kupffer, Johnson, Sedgwick, Spencer) auf Grund von Beobachtungen, die bei Petromyzon, Triton, Salamandra, Rana, Alytes gemacht wurden, dass der Urmund direct zum After wird. Eine dritte Gruppe von Forschern endlich (Schanz, Götte, Bonnet, Erlanger, Robinson, Hertwig) nimmt zwar auch eine Beziehung des Afters zum Urmund an, aber nur zu seinem hintersten Theil; sie lässt sich den Urmund, wie im Text genauer dargestellt wurde, in zwei Oeffnungen zerlegen, in eine vordere, welche in das hintere Ende des Nervenrohrs aufgenommen wird (Canalis neurentericus, Chordablastoporus), und in eine hintere Oeffnung, die zum After wird (Afterblastoporus, Aftercanal). Zwischen beiden Oeffnungen bildet sich die Schwanzknospe.

B. Die Entwicklung des Mundes.

Bei allen Wirbelthieren bildet das äussere Keimblatt an der unteren Seite der Kopfanlage, die anfänglich wie ein abgerundeter Höcker aussieht, eine kleine, flache Grube (Taf. I, Fig. 11, u. Fig. 183), die mit dem blinden Ende der Kopfdarmhöhle (*kd*) zusammentrifft. Im Bereich der Grube fehlt von Anfang an das mittlere Keimblatt (Keibel, Carius). Aeusseres und inneres Keimblatt stossen zu einer dünnen Membran zu-

sammen, welche Mundbucht und Kopfdarmhöhle trennt und seit Remak als Rachenhaut (Fig. 183 *rh*) beschrieben wird. Durch ihr Einreissen und unter Rückbildung der Fetzen, die unter dem Namen der primitiven Gaumensegel bekannt sind, wird hierauf die Communication nach aussen hergestellt (Taf. I, Fig. 4 und 7 *m*).

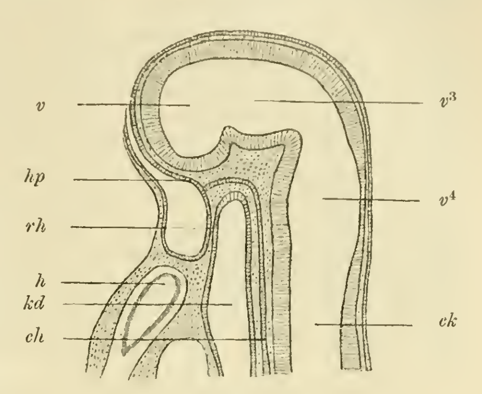


Fig. 183. **Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryos.** Nach Mihalcovics.
rh Rachenhaut. *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt. *h* Herz. *kd* Kopfdarmhöhle. *ch* Chorda. *v* Ventrikel des Grosshirns. v^3 dritter Ventrikel des Zwischenhirns. v^4 vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns. *ck* Centralcanal des Rückenmarks.

Beim Hühnchen macht sich die Mundbucht schon am zweiten Tage der Bebrütung bemerkbar, nachdem sich kurz zuvor das vordere Ende der Embryonalanlage als Kopfhöcker vom ausserembryonalen Theil der Keimblätter abgeschnürt hat. Das Zerreissen der Rachenhaut erfolgt am vierten Tage. Bei Kaninchenembryonen von 9 Tagen ist die Rachenhaut noch nicht durchbrochen. Für den Menschen hat His dieses frühzeitige Stadium an einem Embryo (*Lg*) genau untersucht, dessen Alter er auf 12 Tage schätzt.

Bei allen amnioten Wirbelthieren zeigt der Eingang zur Mundbucht (Fig. 184 *Mb*) eine sehr ähnliche Form und erscheint als ein weites fünfeckiges Loch, das von fünf Wülsten umgeben wird. Ihre Kenntniss ist für die Bildungsgeschichte des Gesichts von grosser Wichtigkeit.

Von den fünf Wülsten ist einer unpaar, der Stirnfortsatz, ein breiter, abgerundeter Höcker, der die Mundbucht von oben her begrenzt. Seine Entstehung hängt mit der Entwicklung des Centralnervensystems zusammen, das bis an das vorderste Ende der Embryonalanlage reicht und sich hierselbst zu den Hirnblasen ausgebildet hat (Fig. 183 *v* u. 185 *gh*, *zh*, *mh*). Auf einem Längsdurchschnitt untersucht, schliesst daher der Stirnfortsatz auf diesem Stadium eine weite, zum Nervenrohr gehörige Höhle ein und stellt eine Blase dar, die aus drei Schichten, aus der Epidermis, einer Mesenchymlage und aus der verdickten, epithelialen Wand des Nervenrohrs zusammengesetzt wird. Primäre Mundhöhle und Gehirnanlage (Fig. 183 u. 184) grenzen am Anfang der Entwicklung dicht an einander, durch eine dünne Gewebsschicht ge-

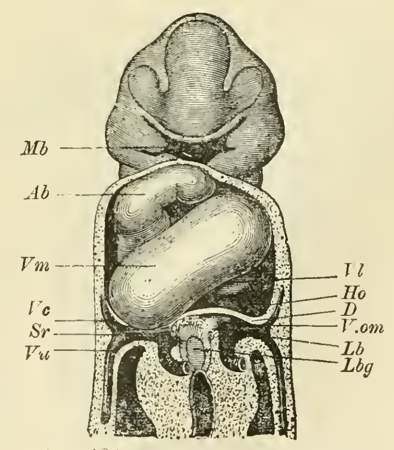


Fig. 184. **Menschlicher Embryo** (*Lg*, His) **von 2,15 mm Nackenlänge.** Constructionsbild nach His (Menschliche Embryonen). Vergr. 40.
Mb Mundbucht. *Ab* Aortenbulbus. *Vm* Ventrikelmitteltheil. *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri. *Sr* Sinus reuniens. *Vu* Vena umbilicalis. *Vl* linker Theil des Ventrikels. *Ho* Herzohr. *D* Diaphragma. *V.om* Vena omphalomesenterica. *Lb* solide Leberanlage. *Lbg* Lebergang.

trennt, in deren Bereich sich später unter Anderem auch die Schädelbasis anlegt.

Die vier übrigen Wülste (Fig. 184) sind paarige Bildungen, welche die Mundbucht von der Seite und von unten her umgeben. Sie werden hervorgerufen durch Wucherungen des embryonalen Bindegewebes, in welchem stärkere Blutgefässe ihren Weg nehmen. Nach ihrer Lage werden sie als Oberkiefer- und als Unterkieferfortsätze unterschieden. Die ersteren setzen sich jederseits unmittelbar an den Stirnfortsatz an; sie sind von ihm getrennt durch eine Rinne, durch die in einem späteren Capitel zu besprechende Augennasenfurche, welche in schräger Richtung nach oben und aussen zu der Gegend des Gesichts zieht, in welcher sich das Auge anlegt. Gegen die Oberkiefer- setzen sich die Unterkiefer-Fortsätze durch einen Einschnitt ab, welcher dem Ort der späteren Mundwinkel entspricht. Beide Fortsätze jeder Seite bilden zusammen den häutigen Kieferbogen.

Vor dem Durchbruch der Rachenhaut hat sich die Mundbucht noch mehr vertieft, doch nur in ihrem oberen Bereich, während sie nach dem Unterkieferbogen zu seicht ausläuft. Es hängt dies mit Krümmungen zusammen, von denen bei allen amnioten Wirbelthieren sowie bei den Selachiern der die Hirnblasen einschliessende und über dem Eingeweiderohre gelegene Theil des Kopfes betroffen wird. Sein vorderes Ende nämlich biegt sich nach der Bauchseite des Embryo zu um und bildet schliesslich mit der hinteren Kopfhälfte einen rechten Winkel (Fig. 185). In Folge dessen wird diejenige Stelle, an welcher sich die sogenannte vordere Kopfkrümmung vollzogen hat und an welcher hintere und vordere Kopfhälfte in einander umbiegen, zu einer Erhabenheit, dem Scheitelhöcker, *SH*. Letzterer schliesst die mittelste der Hirnblasen (*mh*), das spätere Mittelhirn, ein. Ferner legt sich in Folge der Einkrümmung der Stirnfortsatz mehr von oben und vorn über die Mundbucht herüber, wodurch er zu ihrer Vertiefung beiträgt.

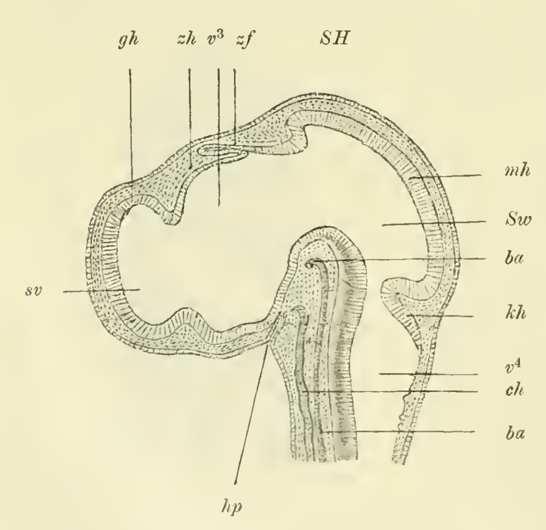


Fig. 185. **Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 4½ Tag bebrüteten Hühnchens.** Nach Mihalcovics.

SH Scheitelhöcker. *sv* Seitenventrikel. v^3 dritter Ventrikel. v^4 vierter Ventrikel. *Sw* Sylvische Wasserleitung. *gh* Grosshirnbläschen. *zh* Zwischenhirn. *mh* Mittelhirn. *kh* Kleinhirn. *zf* Zirbelfortsatz. *hp* Hypophysentasche (Rathke'sche Tasche). *ch* Chorda. *ba* Basilararterie.

Wie nun His für den menschlichen Embryo gezeigt hat, geht die Rachenhaut, ehe sich der Durchbruch an ihr vollzieht, vom Unterkieferbögen aus schräg nach hinten und oben und setzt sich an der Einbiegung (Fig. 184 *hp*) fest, an welcher vorderer und hinterer Kopftheil in Folge der Krümmung rechtwinklig in einander umbiegen. Hier erhält sich auch nach dem Einreissen der Rachenhaut vor ihrer

Anheftungsstelle eine kleine Grube und bildet die Rathke'sche Tasche (Fig. 185 *hp*).

Es verdient hervorgehoben zu werden, dass die vor der Rachenhaut gelegene Mundbucht und das hinter ihr befindliche, vordere Ende des Kopfdarms keineswegs den in der Anatomie des Erwachsenen als Mund- und Rachenhöhle unterschiedenen Räumen entsprechen. Denn die Zunge, welche man in der Anatomie als am Boden der Mundhöhle gelegen beschreibt, entwickelt sich aus dem hinter der Rachenhaut befindlichen Gebiet des embryonalen Vorderdarms. Die Gegend der Rathke'schen Tasche aber, welche zur embryonalen Mundbucht gehört, wird beim Erwachsenen zum Gebiet der Rachenhöhle gerechnet.

Im Uebrigen lässt sich in Folge des frühzeitigen und vollständigen Schwundes der Rachenhaut nicht mehr genau angeben, an welcher Stelle beim Erwachsenen der Uebergang der von der Epidermis ausgekleideten primitiven Mundbucht in die Epithelschicht des Darmrohrs zu suchen ist.

C. Die Entwicklung der Schlundspalten.

Während sich in der Umgebung der Mundbucht die beschriebenen Veränderungen vollziehen, treten unmittelbar hinter dem Kieferbogen mehrere Schlundspalten auf jeder Seite des Rumpfes auf. Sie entwickeln sich bei den Selachiern, Teleostiern, Ganoiden und Amphibien, sowie bei allen Amnioten in einer ziemlich übereinstimmenden Weise (Fig. 186, 187). Vom Epithel der Kopfdarmhöhle aus bilden sich tiefe Aussackungen (sch^1—sch^6), die dem Kieferbogen parallel an der seitlichen Schlundwand von oben nach unten verlaufen. Sie drängen die

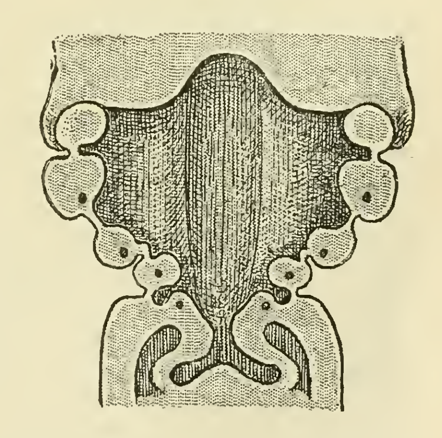


Fig. 186. **Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo** (*Bl*, His) **von 4,5 mm Nackenlänge**, aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30.

Das Bild zeigt vier äussere und vier innere Schlundfurchen mit den an ihrem Grunde gelegenen Verschlussplatten. In den durch die Furchen getrennten Schlundbogen sieht man die Querschnitte des zweiten bis fünften Schlundbogengefässes. In Folge der stärkeren Entwicklung der vorderen Schlundbogen sind die hinteren schon etwas nach einwärts gedrängt.

mittleren Keimblätter, die bis in diese Gegend reichen, zur Seite und wachsen so bis an die Oberfläche hervor, wo sie mit der Epidermis in Verbindung treten. Diese senkt sich nun gleichfalls, der Berührungsstelle entsprechend, zu einer Furche ein (Fig. 186), so dass man innere, tiefere Schlundtaschen und äussere, mehr oberflächliche Schlund- oder Kiemenfurchen unterscheiden kann. Beide werden eine Zeit lang durch eine sehr dünne Verschlussmembran von einander getrennt, die aus zwei Epithelblättern, aus der Epidermis und dem Epithel der Kopfdarmhöhle, zusammengesetzt ist.

Die Substanzstreifen, welche zwischen den einzelnen Schlundtaschen liegen (Fig. 186, 189 u. 171) sind die häutigen Kiemen-, Schlund- oder Visceralbogen. Sie bestehen aus einer Achse, die dem mittleren Keimblatt und Mesenchym entstammt, und einem epithelialen Ueberzug, der nach der Rachenhöhle zu vom inneren Keimblatt, nach aussen vom äusseren Keimblatt geliefert wird. Ihrer Reihenfolge nach werden sie, da der die Mundhöhle umschliessende Wulst den ersten Schlundbogen bildet, als zweiter, dritter, vierter Schlundbogen u. s. w. unterschieden.

Bei allen wasserbewohnenden, durch Kiemen athmenden Wirbelthieren reisst bald nach der Anlage der Furchen die dünne, epitheliale Verschlussplatte zwischen den Schlundbogen und zwar in der Reihenfolge ein, wie diese entstanden sind. Der Wasserstrom kann daher jetzt von aussen durch die durchgängig gewordenen Spalten in die Kopfdarmhöhle eindringen und, indem er an den Schleimhautflächen vorbeiströmt, zur Athmung verwandt werden. Es entwickelt sich jetzt zu beiden Seiten der Schlundspalten in der Schleimhaut ein oberflächliches, dichtes, capillares Gefässnetz, dessen Inhalt mit dem vorbeiströmenden Wasser in Gasaustausch tritt. Ausserdem faltet sich die Schleimhaut zur Vergrösserung ihrer respiratorischen Oberfläche in zahlreiche, dicht und parallel zu einander gestellte Kiemenblättchen, die aufs reichste mit Blutgefässnetzen versorgt sind. Hiermit hat sich der vorderste, unmittelbar hinter dem Kopf gelegene Abschnitt des Darmcanals in ein für das Wasserleben berechnetes Athmungsorgan umgewandelt.

Die wichtige Sonderung des Darmcanals in einen der Athmung dienenden, respiratorischen Raum und in einen sich daran schliessenden, nutritorischen Abschnitt haben die Wirbelthiere und der Amphioxus mit einigen Wirbellosen (Tunicaten und Balanoglossus) gemein.

Bei den höheren, amnioten Wirbelthieren werden äussere und innere Schlundfurchen nebst den sie trennenden Schlundbogen, wie schon hervorgehoben wurde, zwar ebenfalls angelegt, doch entwickeln sie sich bei ihnen niemals zu einem wirklich functionirenden Athmungsapparat; sie gehören daher in die Kategorie der rudimentären Organe; auf der Schleimhaut entstehen keine Kiemenblättchen mehr, ja es scheint nicht einmal stets und überall zur Bildung durchgängiger Spalten zu kommen, indem sich zwischen den einzelnen Schlundbogen die dünne, epitheliale Verschlussplatte in der Tiefe der äusserlich sichtbaren Furchen erhält. Hinsichtlich dieses Punktes gehen übrigens die Meinungen der Forscher, welche sich mit der Untersuchung der Schlundgegend in den letzten Jahren beschäftigt haben, weit aus einander. Während His, Born und Kölliker behaupten, dass die Verschlussplatte in der Regel nicht einreisse, lassen Fol, de Meuron, Kastschenko, Liessner u. A. wenigstens die zwei bis drei ersten Schlundspalten vorübergehend durchgängig werden. Die Eröffnung erfolgt in grösserer Ausdehnung bei den Reptilien, während sie bei den Vögeln und Säugethieren auf einen kleinen Bezirk beschränkt bleibt. Bei den letzten Schlundtaschen kann es zu einem Durchbruch nicht mehr kommen, weil sie weniger tief angelegt werden, die Verschlussplatte daher dicker ausfällt und auch noch eine Schicht Bindegewebe enthält. In diesen Verhältnissen, sowie auch in den gleich zu erwähnenden Verschiedenheiten in der Zahl der Schlundbogen sprechen

sich die einzelnen Stadien eines Rückbildungsprocesses aus, welchem der ganze Visceralapparat in der Reihe der Wirbelthiere unterworfen ist.

Die Anzahl der zur Anlage kommenden Schlundspalten ist in den einzelnen Classen der Wirbelthiere eine wechselnde. Die höchste Zahl treffen wir bei den Selachiern, bei denen sie sich auf sechs (Fig. 187), bei wenigen Arten sogar auf sieben und acht beläuft. Bei Knochenfischen, Amphibien und Reptilien sinkt die Zahl auf fünf. Bei den Vögeln, den Säugethieren und beim Menschen (Fig. 186, 189 u. 171) werden nur vier angelegt. Wir können daher im Allgemeinen sagen, dass von den niederen zu den höheren Wirbelthieren eine Reduction der zur Anlage gelangenden Schlundspalten stattgefunden hat. Im Hinblick auf diese Erscheinung und von anderen vergleichend-anatomischen Erwägungen geleitet, haben viele Forscher die Hypothese aufgestellt, dass bei den Vorfahren der Wirbelthiere der Schlunddarm von noch zahlreicheren Spalten, als sie jetzt selbst bei den Selachiern beobachtet werden, durchbohrt gewesen sei, dass ferner verkümmerte oder umgewandelte Reste in der Kopf- und Halsgegend noch aufzufinden seien.

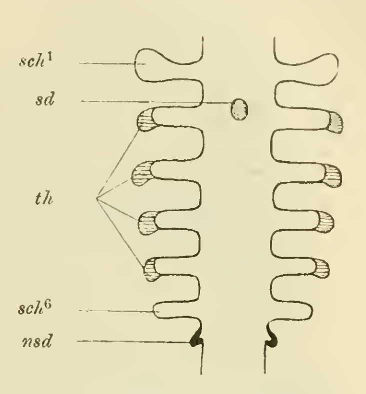


Fig. 187. **Schema zur Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der Nebenschilddrüsen und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Haiembryo**, nach DE MEURON.
*sch*1, *sch*6 erste und sechste Schlundtasche. *th* Anlage der Thymus. *sd* Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse.

VAN BEMMELEN hat bei Embryonen verschiedener Haie und Rochen hinter dem letzten Schlundbogen noch taschenartige Aussackungen der seitlichen Schlundwand beobachtet und sie für rudimentäre, nicht mehr zum Durchbruch gelangende Schlundspalten gedeutet. (Fig. 187 *nsd.*) Später entwickeln sich aus ihnen durch Wucherung des Epithels drüsige Organe, die Suprapericardialkörper (BEMMELEN), welche in ihrem Bau der Schilddrüse ähnlich sind. Auch in dem Kopfabschnitt, welcher vor dem ersten Schlundbogen gelegen ist, hat nach der Ansicht verschiedener Forscher eine Rückbildung und eine Umbildung von Spalten stattgefunden. Namentlich hat DOHRN nach dieser Richtung verschiedene Hypothesen aufgestellt, für welche ich aber triftige Gründe vermisse: 1) dass der Mund durch Verschmelzung zweier Kiemenspalten entstanden sei, 2) dass auf Umbildung eines anderen Paares das Geruchsorgan zurückgeführt werden müsse, eine Ansicht, die auch von MARSCHALL und mehreren Anderen getheilt wird, 3) dass ein Schwund von Kiemenspalten in der Gegend der Augenhöhle anzunehmen und die Augenmuskeln als Ueberreste von Kiemenmuskeln zu deuten seien.

Beim Hühnchen machen sich die Schlundfurchen im Laufe des dritten Tages der Bebrütung bemerkbar, anfänglich nur drei Paar, bis sich ihnen am Ende desselben Tages noch ein viertes Paar hinzugesellt.

Bei menschlichen Embryonen sind die Schlundfurchen am deutlichsten zu sehen, wenn sie eine Länge von 3—4 mm erreicht haben (HIS). (Fig. 171, 189 u. 186.) Aeussere und innere Furchen sind hier

tief eingegraben und von einander nur durch eine dünne, epitheliale Verschlussplatte getrennt; sie nehmen von vorn nach hinten an Länge ab. Von den sie trennenden Schlundbogen ist der erste der stärkste, der letzte der schwächste; sie bilden, in Frontalschnitt gesehen, zwei nach abwärts convergirende Reihen, so dass der Mundrachenraum sich in das Darmrohr trichterförmig verjüngt.

Von der vierten Entwicklungswoche ab beginnen die Schlundbogen dadurch, dass die beiden ersten stärker wachsen als die folgenden, sich gegen einander zu verschieben. (Fig. 188.) „Aehnlich den Zügen eines Fernrohrs rücken sie", wie His bemerkt, „in der Weise über einander, dass, von aussen gesehen, der vierte Bogen zuerst vom dritten und dieser weiterhin vom zweiten umgriffen und zugedeckt wird, wogegen an der inneren, dem Rachen zugewendeten Fläche der vierte Bogen sich über den dritten, der dritte über den zweiten lagert." Demgemäss wird die relative Länge des Mundrachenraums bei den älteren Embryonen geringer als bei den jüngeren. In Folge dieses un-

Fig. 188. **Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo** (*Rg*, His) **von 11,5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12.

Der Oberkiefer ist perspectivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äusserlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.

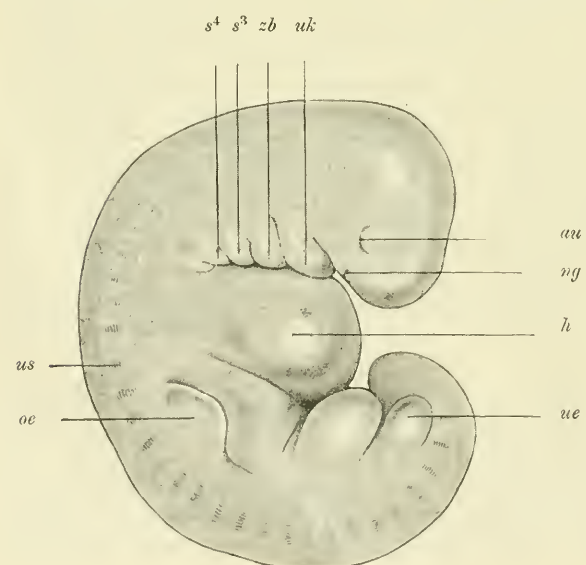


Fig. 189. **Sehr junger menschlicher Embryo aus der vierten Woche von 4 mm Nackensteisslänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin acht Stunden nach ihrem Tode entnommen.** Nach Rabl.

au Auge. *ng* Nasengrube. *uk* Unterkiefer. *zb* Zungenbeinbogen. s^3, s^4 dritter, vierter Schlundbogen. *h* durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand. *us* Grenze zweier Ursegmente. *oe*, *ue* obere, untere Extremität.

gleichen Wachsthums, welches sich übrigens in ganz ähnlicher Weise auch bei Vogel- und Säugethierembryonen abspielt, bildet sich eine tiefe Grube an der Oberfläche und am hinteren Rande der Kopf-Halsgegend, die Halsbucht, Sinus cervicalis (Rabl) [Sinus praecervicalis (His)]. (Fig. 188 u. 190 *hb*.)

In der Tiefe und an der vorderen Wand der Halsbucht lagern der dritte und vierte Schlundbogen, die nun von aussen her nicht mehr zu sehen sind. Den Eingang zu ihr begrenzt von vorn her der zweite Schlund- oder Zungenbeinbogen (*zb*). Derselbe entwickelt allmählich

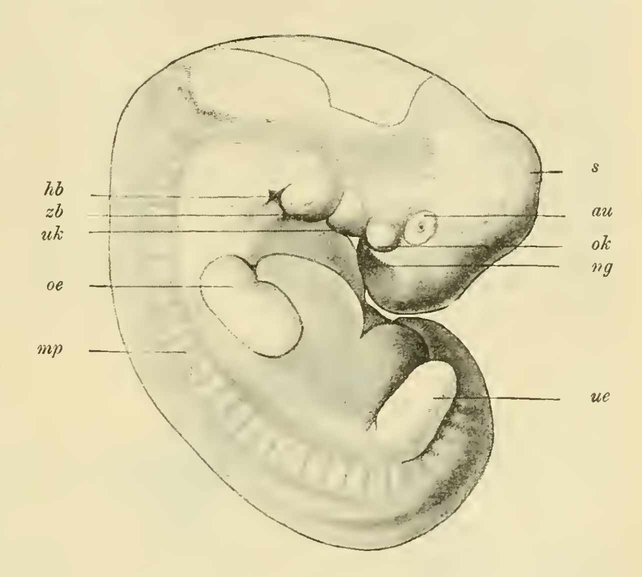


Fig. 190. **Menschlicher Embryo aus der Mitte der fünften Woche von 9 mm Nackensteisslänge.** Nach Rabl.

s Scheitelhöcker. *au* Auge. *ok* Oberkiefer. *uk* Unterkiefer. *zb* Zungenbeinbogen. *hb* Halsbucht (Sinus cervicalis). *ng* Nasengrube. *oe* obere, *ue* untere Extremität. *mp* Muskelplatten (Rumpfsegmente).

nach hinten einen kleinen Fortsatz, welcher sich über die Halsbucht von aussen herüberlegt und von Rathke und Rabl mit Recht dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien verglichen worden ist. Der Kiemendeckelfortsatz verschmilzt schliesslich mit der seitlichen Leibeswand. Dadurch wird die Halsbucht, welche dem unter dem Kiemendeckel der Fische und Amphibien gelegenen und die eigentlichen Kiemenbogen bergenden Raum entspricht, zum Verschluss gebracht.

Eine richtige Vorstellung dieser wichtigen Wachsthumsvorgänge wird man leicht gewinnen, wenn man Figur 186 mit Figur 188 und Figur 171 und 189 mit Figur 190 vergleicht.

Die Entwicklung der Schlundspalten und der Halsbucht hat auch ein praktisches Interesse. Es kommen beim Menschen zuweilen in der Halsgegend Fisteln vor, die von aussen verschieden weit nach innen dringen und sogar in die Rachenhöhle einmünden können. Sie sind von embryonalen Verhältnissen in der Weise abzuleiten, dass die Halsbucht theilweise offen geblieben ist. Von hier kann beim Erwachsenen ein Weg noch in die Rachenhöhle führen, wenn sich abnormer Weise die zweite Schlundspalte nicht geschlossen hat.

II. Sonderung des Darmrohrs in einzelne Abschnitte und Bildung der Gekröse (Mesenterien).

Anfänglich grenzt das Darmrohr in breiter Ausdehnung (Fig. 142) an die dorsale Rumpfwand; mit der Chorda (*ch*), dem Nervenrohr und den Ursegmenten (*us*) wird es durch einen breiten Streifen embryonalen Bindegewebes verbunden, in welchem die Anlagen zweier grosser Blutgefässe, der beiden primitiven Aorten (*ao*), eingeschlossen sind. Linke und rechte Leibeshöhle sind daher nach oben noch durch einen weiten Abstand von einander getrennt. Dieser verringert sich, je älter der Embryo wird, unter Entwicklung eines Gekröses oder Mesenteriums, einer Bildung, welche sich in der ganzen Länge des Darmrohrs mit Ausnahme des vordersten Abschnitts in folgender Weise anlegt (vergl. Taf. I, Fig. 8 und 9 mit Fig. 10): Das Darmrohr entfernt sich weiter von der Chorda; hierbei wird der oben erwähnte, breite Streifen von Bindegewebe von links nach rechts schmäler, dagegen dorsoventralwärts verlängert (Fig. 10); die in ihm eingeschlossenen beiden Aorten rücken näher zusammen und verschmelzen schliesslich zu einem in der Medianebene zwischen Chorda und Darm gelegenen, unpaaren

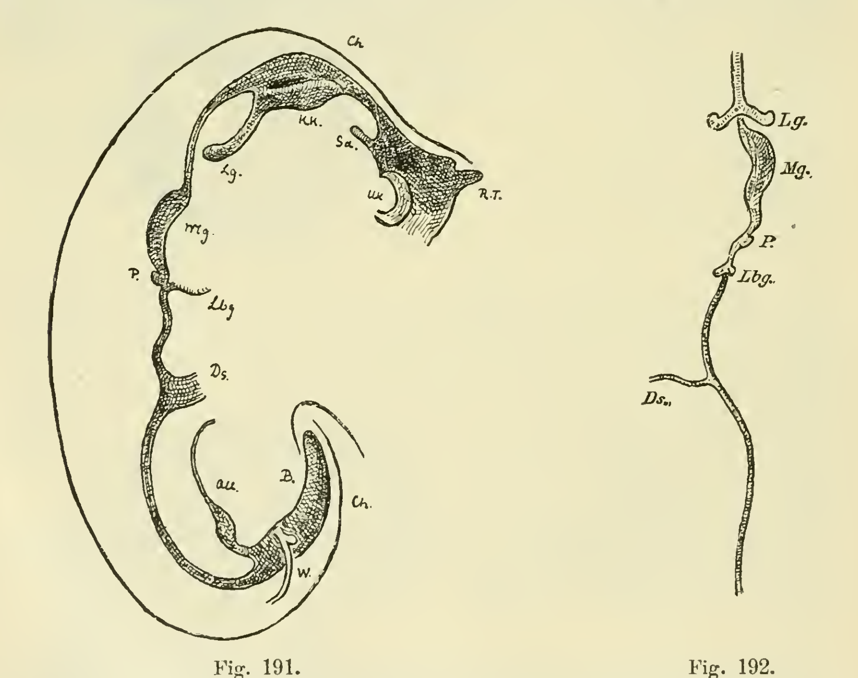


Fig. 191. Fig. 192.

Fig. 191. **Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo** (*R*, His) **von 5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 20.

RT Rathke'sche Tasche. *Uk* Unterkiefer. *Sd* Schilddrüse. *Ch* Chorda dorsalis. *Kk* Kehlkopfeingang. *Lg* Lunge. *Mg* Magen. *P* Pancreas. *Lbg* Lebergang. *Ds* Dottergang (Darmstiel). *All* Allantoisgang. *W* Wolff'scher Gang mit hervortretendem Nierengang (Ureter). *B* Bursa pelvis.

Fig. 192. **Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo** (*Bl*, His) **von 4,25 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 30.

Lg Lunge. *Mg* Magen. *P* Pancreas. *Lbg* Lebergänge. *Ds* Dottergang (Darmstiel).

Stamm. Bei weiterem Verlauf des Processes bleiben schliesslich Darmrohr und Chorda nur durch ein feines Band in Zusammenhang, das vom vorderen zum hinteren Ende des Embryo reicht. Es geht von dem die Chorda umhüllenden Bindegewebe aus, schliesst längs seiner Ursprungslinie die Aorta ein und ist aus drei Schichten zusammengesetzt: aus einer Bindegewebslamelle, in welcher die Blutgefässe zum Darm verlaufen, und zwei Epithelüberzügen, die vom mittleren Keimblatt abstammen und jetzt aus stark abgeplatteten Zellen bestehen.

Die Sonderung des Darmrohrs in einzelne, hinter einander gelegene, ungleichwerthige Abschnitte beginnt mit der Entwicklung des Magens. Der Magen macht sich zuerst in einiger Entfernung hinter dem mit den Schlundspalten versehenen, respiratorischen Abschnitt bemerkbar als eine kleine, spindelförmige Erweiterung, deren Längsachse mit der Längsachse des Körpers zusammenfällt (Fig. 191 und 192 *Mg*). Solche Befunde erhält man bei menschlichen Embryonen der vierten Woche. Das ganze embryonale Eingeweiderohr lässt jetzt 5 hinter einander gelegene Abschnitte unterscheiden, die Mundhöhle, die Schlundhöhle mit den Kiemenspalten, die sich trichterförmig in die Speiseröhre verengt. Auf diese folgt der spindelig erweiterte Magen, auf diesen das übrige Darmrohr, das noch mit dem Dottersack in mehr oder minder weitem Zusammenhang steht (*Ds*). Mit Ausnahme der 3 vordersten Abschnitte besitzt das ganze Darmrohr ein Gekröse (Mesenterium). Seinen zum Magen gehenden Theil bezeichnet man besonders als Mesogastrium.

Bei manchen Fischen und Amphibien erhält sich dieser Zustand dauernd. Auch beim erwachsenen Thier durchsetzt der Darm die Leibeshöhle in schwach gekrümmtem Verlauf. Der Magen erscheint an ihm als eine spindelförmige Erweiterung.

Eine Aenderung wird bei allen höheren Wirbelthieren herbeigeführt durch ein mehr oder minder beträchtliches Längenwachsthum des Darms, hinter welchem die Grössenzunahme des Rumpfes weit zurückbleibt. Die Folge davon ist, dass der Darm, um Platz in der Leibeshöhle zu finden, sich in Windungen legen muss. Hierbei bleiben einzelne Strecken der Wirbelsäule genähert, während andere sich von ihr bei der Einfaltung entfernen. Erstere sind mit einem kurzen Mesenterium befestigt und daher minder beweglich, letztere haben ihr Aufhängeband bei der Lageveränderung zu einer zuweilen ganz ansehnlichen, dünnen Lamelle ausgezogen und in demselben Maasse eine grössere Beweglichkeit gewonnen.

Die zum Theil recht complicirten Entwicklungsprocesse sind durch die vortrefflichen Arbeiten von Meckel, Johannes Müller, Toldt, His und Klaatsch auch für menschliche Embryonen zur Genüge aufgeklärt, so dass diese der Beschreibung zur Grundlage dienen können.

Bei menschlichen Embryonen der fünften und sechsten Woche ist die hintere, der Wirbelsäule zugekehrte Fläche des Magens (Fig. 193 *gc*) stark ausgebuchtet, die vordere Wand (*kc*) dagegen, welche bei Eröffnung der Bauchhöhle durch die schon ansehnliche Leber bedeckt wird, ist etwas eingedrückt. Eine Linie, welche Mageneingang und Ausgang (Cardia und Pylorus) an der hinteren Fläche verbindet, ist daher viel länger, als die entsprechende Verbindungslinie an der vorderen Fläche. Letztere wird zur kleinen Curvatur (*kc*), die erstere, an welcher sich zugleich das Magengekröse ansetzt, ist die spätere grosse Curvatur (*gc*).

Der auf den Magen folgende Abschnitt hat in Folge stärkeren Längenwachsthums sich in einzelne Windungen gelegt. Von dem Pylorus wendet sich das Darmrohr (*du*) erst eine kleine Strecke nach rückwärts bis nahe an die Wirbelsäule heran, biegt hier scharf um und beschreibt eine grosse Schleife, deren Convexität nach vorn und abwärts nach dem Nabel zu gerichtet ist. Die Schleife besteht aus zwei ziemlich parallel und nahe beisammen verlaufenden Schenkeln (d^1 u. d^2), zwischen welchen sich das mit in die Länge ausgezogene Mesenterium (*ms*) ausspannt. Der eine Schenkel (d^1) liegt vorn und steigt nach abwärts, der andere (d^2) liegt hinter ihm und wendet sich nach aufwärts, um nahe der Wirbelsäule noch einmal umzubiegen und, durch ein kurzes Mesenterium befestigt, in geradem Verlauf (*r*) nach abwärts zum After zu ziehen. Die Uebergangsstelle des ab- und aufsteigenden Schenkels oder der Scheitel der Schleife ist in den mit einer Aushöhlung versehenen Anfangstheil der Nabelschnur eingebettet, wo er durch den in Rückbildung begriffenen Dottergang (d^3) mit dem Nabelbläschen zusammenhängt. In einiger Entfernung vom Ursprung des Dottergangs bemerkt man am aufsteigenden Schenkel eine kleine Erweiterung und Ausbuchtung (d^2). Sie entwickelt sich weiterhin zum Blinddarm und deutet somit die wichtige Stelle an, an welcher sich Dünn- und Dickdarm gegen einander abgrenzen.

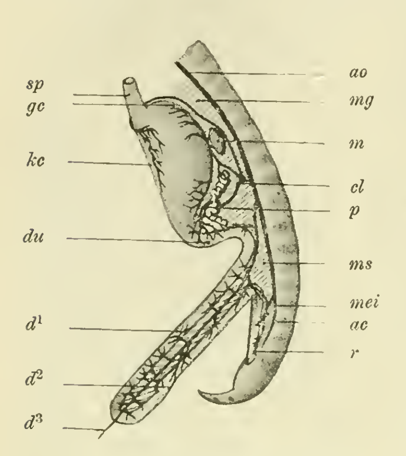


Fig. 193. Schematische Darstellung des Darmcanals eines sechswöchentlichen Embryo des Menschen. Nach TOLDT.

sp Speiseröhre. *kc* kleine Curvatur. *gc* grosse Curvatur. *du* Duodenum. d^1 Theil der Schleife, der zum Dünndarm wird d^2 Theil der Schleife, der zum Dickdarm wird und mit dem Coecum beginnt. d^3 Abgangsstelle des Dottergangs. *mg* Mesogastrium. *ms* Mesenterium. *m* Milz. *p* Pancreas. *r* Mastdarm. *ao* Aorta. *cl* Coeliaca. *mei* Mesenterica inferior. *ac* Aorta caudalis.

In Folge der ersten Faltungen lassen sich jetzt schon vier, später noch deutlicher gesonderte Darmtheile unterscheiden. Das kurze, vom Magen zur Wirbelsäule laufende, mit einem kleinen Mesenterium versehene Stück wird zum Zwölffingerdarm (*du*), der vordere absteigende Schenkel (d^1) nebst dem Scheitel der Schleife liefert den Dünndarm, der hintere aufsteigende Schenkel entwickelt sich zum Dickdarm (d^2) und das zum letzten Mal wieder umbiegende Endstück zum S Romanum und Mastdarm (*r*).

Bei Embryonen des dritten und der folgenden Monate finden wichtige Lageveränderungen am Magen und an der Darmschleife in Zusammenhang mit einem weiter vor sich gehenden Längenwachsthum statt.

Der Magen erfährt eine zweifache Drehung um zwei verschiedene Achsen und nimmt dadurch frühzeitig eine Form und Lage an, welche annähernd dem bleibenden Zustand entspricht (Fig. 194 *A* u. *B*). Einmal geht seine Längsachse, welche den Magenmund (Cardia) mit dem Pförtner (Pylorus) verbindet und Anfangs der Wirbelsäule parallel gerichtet ist, in Folge einer Drehung um die Sagittalachse in eine schräge und schliesslich in eine fast quere Stellung über. Dadurch rückt jetzt der Magenmund auf die linke Körperhälfte und nach abwärts, der

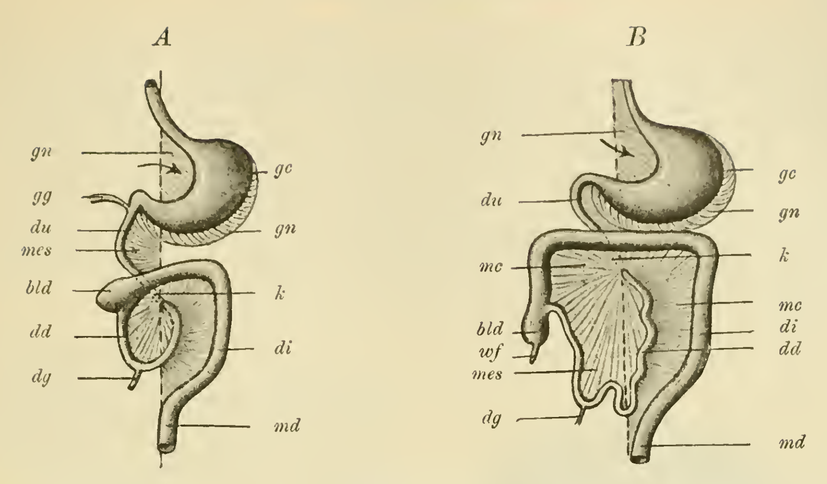


Fig. 194. **Schema der Entwicklung des menschlichen Darmcanals und seines Gekröses.**

A früheres, B späteres Stadium.

gn grosser Netzbeutel, der sich aus dem Mesogastrium (Fig. 193 *mg*) entwickelt. Der Pfeil bedeutet den Eingang in den Netzbeutel (Bursa omentalis). *gc* grosse Curvatur des Magens. *gg* Gallengang (Ductus choledochus). *du* Duodenum. *mes* Mesenterium. *mc* Mesocolon. *dd* Dünndarm. *di* Dickdarm. *md* Mastdarm. *dg* Dottergang. *bld* Blinddarm. *wf* Wurmfortsatz. *k* Kreuzungsstelle der Darmschleife. Der Dickdarm mit seinem Mesocolon kreuzt das Duodenum.

Pförtner aber mehr auf die rechte Körperhälfte und weiter nach oben. Zweitens erfährt der Magen gleichzeitig noch eine Drehung um seine Längsachse, durch welche die ursprünglich linke Seite zur vorderen und die rechte zur hinteren Seite wird. In Folge dessen kommt die grosse Curvatur nach abwärts, die kleine nach oben zu liegen. Von den Lageveränderungen wird auch das Endstück der Speiseröhre mit betroffen. Sie erleidet eine spirale Drehung, durch welche ebenfalls ihre linke zur vorderen Seite wird.

Durch diese embryonalen Wachsthumsvorgänge am Eingeweiderohr fällt Licht auf die asymmetrische Lage der beiden Nervi vagi, von welchen der linke an der vorderen, der rechte an der hinteren Seite der Speiseröhre durch das Zwerchfell durchtritt und der erstere sich an der Vorderfläche des Magens, der letztere an der entgegengesetzten Wand ausbreitet. Denken wir uns den Drehungsprocess der Speiseröhre und des Magens wieder rückgängig gemacht, so wird auch im Verlauf und in der Verbreitung der beiden Vagi die vollständige Symmetrie wieder hergestellt.

Einen tiefgreifenden Einfluss übt die Drehung des Magens natürlich auch auf sein Gekröse, das Mesogastrium, aus und gibt, wie zuerst Joh. Müller in klarer Weise gezeigt hat, den Anstoss zur Entwicklung des grossen Netzbeutels (des Omentum maius). Solange der Magen noch senkrecht steht, bildet sein Gekröse eine senkrechte Lamelle, welche sich von der Wirbelsäule direct zu der jetzt noch nach hinten gerichteten grossen Curvatur ausspannt (Fig. 193). In Folge der Drehung aber wird es stark ausgedehnt und vergrössert, da sein Ansatz am Magen allen Verlagerungen desselben folgen muss. Vom Ursprung an der Wirbelsäule wendet es sich daher jetzt nach links und nach

unten, um sich an der grossen Curvatur anzusetzen; es nimmt eine Form und Lage an, von welcher sich der Leser leicht eine richtige Vorstellung bilden wird, wenn er das Schema 194 mit dem Querschnittsbild Fig. 195 combinirt. Auf diese Weise kommt ein von der übrigen Leibeshöhle abgesonderter Raum, der grosse Netzbeutel (Bursa omentalis, Fig. 195 **) zu Stande, der seine Oeffnung nach der rechten Körperseite zugekehrt hat, und dessen vordere Wand vom Magen, dessen hintere und untere Wand vom Magengekröse (gn^2, gn^1) gebildet wird. In den schematischen Figuren 194 *A* und *B* wird der Eingang in den Netzbeutel durch die Richtung des Pfeiles angedeutet.

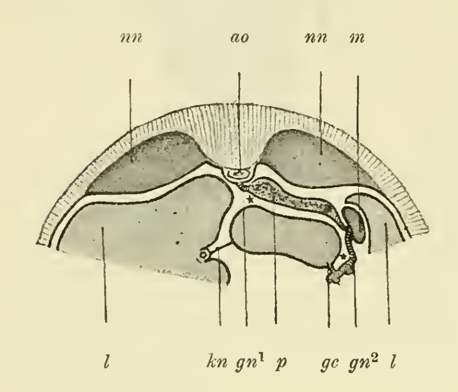


Fig. 195. **Schematischer Querschnitt durch den Rumpf eines menschlichen Embryo in der Gegend des Magens mit seinem Mesogastrium, um die Bildung des Netzbeutels am Anfang des dritten Monats zu zeigen.** Nach Toldt.

nn Nebenniere. *ao* Aorta. *l* Leber. *m* Milz. *p* Pancreas. gn^1 Ursprung des grossen Netzes (Mesogastrium) an der Wirbelsäule. gn^2 der an die grosse Magencurvatur (*gc*) sich ansetzende Theil des grossen Netzes. *kn* kleines Netz. *gc* grosse Curvatur des Magens. * Vorraum und Höhle des grossen Netzbeutels.

Eine weitere Ausdehnung erhält übrigens der Netzbeutel (Fig. 195 **) noch dadurch, dass zu dieser Zeit schon die Leber (*l*) zu einer grossen Drüse herangewachsen und mit der kleinen Curvatur des Magens durch das kleine Netz (*kn*), dessen Entwicklung uns später noch beschäftigen wird, verbunden ist. Daher öffnet sich der Netzbeutel nicht, wie in dem Schema Fig. 194, auf welchem die Leber mit ihren Bändern weggelassen ist, gleich an der kleinen Curvatur in die gemeinsame Bauchhöhle, sondern zuvor noch in einen hinter dem kleinen Netz (*kn*) und der Leber (*l*) gelegenen Vorraum (das Atrium bursae omentalis) oder den kleinen Netzbeutel (Fig. 195).

Eine nicht minder eingreifende Drehung wie der Magen hat die Darmschleife mit ihrem Mesenterium um ihre Anheftungsstelle an der Lendenwirbelsäule durchzumachen. Der absteigende und der aufsteigende Schenkel kommen zuerst neben einander zu liegen. Dann schlägt sich der letztere, welcher zum Dickdarm wird (Fig. 194), über den ersteren in schräger Richtung herüber und kreuzt den Anfangstheil des Dünndarms (*k*) in querer Richtung. Beide Theile, namentlich aber der Dünndarm, fahren am Ende des zweiten Monats fort, stark in die Länge zu wachsen und sich in Windungen zu legen. Hierbei geräth der Anfangstheil des Dickdarms oder das Coecum, das im 3. Monat bereits einen sichelförmig gebogenen Wurmfortsatz erkennen lässt (Fig. 194 *A*, *bld*), ganz auf die rechte Seite des Körpers nach oben unter die Leber; von hier läuft sein Anfangsstück in querer Richtung über das Duodenum unter dem Magen zur Milzgegend herüber, biegt dann scharf um (Flexura coli lienalis) und steigt nach der linken Beckengegend herab, um in das S Romanum und Rectum überzugehen. Somit sind schon im dritten

Monat am Dickdarm das Coecum, das Colon transversum und descendens unterscheidbar. Ein Colon ascendens fehlt noch. Dasselbe bildet sich erst in den folgenden Monaten (Fig. 194 *B*) dadurch aus, dass der Anfangs unter der Leber befindliche Blinddarm allmählich eine tiefere Lage einnimmt, sich im 7. Monat unterhalb der rechten Niere findet und vom 8. Monat über den Darmbeinkamm herabsteigt.

In dieser Zeit hat der Blinddarm (Coecum) an Länge zugenommen und stellt gegen Ende der Schwangerschaft einen ziemlich beträchtlichen Anhang an der Uebergangsstelle des Dünn- und Dickdarms dar. Frühzeitig zeigt er eine ungleichmässige Entwicklung (Fig. 194 *B, bld*). Das oft mehr als die Hälfte der Länge umfassende Endstück bleibt im Wachsthum hinter dem sich stärker ausweitenden Anfangsstück zurück; ersteres wird als Wurmfortsatz (*wf*), letzteres als Coecum unterschieden. Beim Neugeborenen ist der Wurmfortsatz vom Coecum noch weniger scharf abgesetzt, als einige Jahre später, wo er sich zu einem nur gänsekielstarken, 6—8 cm langen Anhang umgestaltet hat.

Innerhalb des von den Dickdarmwindungen umgrenzten Bezirks breitet sich der vom absteigenden Schenkel der Schleife abstammende Dünndarm aus und legt sich in Folge seines beträchtlichen Längenwachsthums in immer zahlreichere Schlingen (Fig. 194 *B*).

Ursprünglich sind alle Darmabschnitte vom Magen an durch ein gemeinsames Gekröse (Mesenterium commune) mit der Lendenwirbelsäule frei beweglich verbunden (Fig. 194 *A* und *B*). Das Gekröse ist natürlicher Weise durch das Längenwachsthum der Darmschleife auch beeinflusst worden, insofern seine Ansatzlinie am Darm die Ursprungslinie an der Wirbelsäule (Radix mesenterii) um ein Vielfaches an Länge übertrifft und sich dabei nach Art einer Hemdkrause in Falten legt. Eine derartige Anordnung der Gekröse findet sich als bleibende Bildung bei vielen Säugethieren, wie beim Hund, bei der Katze etc.

Beim Menschen aber wird vom 4. Monat an die Anordnung des Gekröses eine viel complicirtere. Es treten Veränderungen ein, die sich kurzweg als Verklebungs- und Verwachsungsprocesse einzelner Abschnitte der Gekröslamelle mit angrenzenden Partieen des Bauchfells, sei es von der hinteren Bauchwand, sei es von benachbarten Organen, kennzeichnen lassen. Sie betreffen das Aufhängeband des Duodenum und des Dickdarms, welches in der ersten Hälfte der Embryonalentwicklung stets vorhanden ist.

Das Duodenum legt sich, die bekannte hufeisenförmige Krümmung beschreibend, mit seinem Gekröse, in welches der Anfang der Bauchspeicheldrüse eingeschlossen ist, breit an die hintere Rumpfwand an und verschmilzt mit ihrem Bauchfell in ganzer Ausdehnung; aus einem beweglichen ist es zu einem unbeweglichen Darmtheil geworden (Fig. 196 *du*).

Der Dickdarm (Fig. 194 und 196 *A* und *B, ct*) besitzt noch im 3. Monat ein sehr langes, von der Wirbelsäule ausgehendes Aufhängeband, welches nichts Anderes als ein Theil des gemeinsamen Darmgekröses ist, aber als Mesocolon (*msc*) besonders unterschieden wird. In Folge der oben beschriebenen Drehung der primitiven Darmschleife ist nun nicht allein das Colon transversum, sondern auch das zu ihm gehörige, ansehnliche Mesocolon quer über das Ende des Duodenum herübergezogen worden; es verschmilzt hier eine Strecke weit mit letzterem und der hinteren Rumpfwand, gewinnt dadurch eine neue, von links nach rechts verlaufende, secundäre Ansatzlinie (Fig. 196 *msc*)

und erscheint so als ein vom gemeinsamen Darmgekröse abgelöster Theil. Das Colon transversum (*ct*) mit seinem Mesocolon (*msc*) trennt jetzt die Leibeshöhle in einen oberen Theil, welcher Magen, Leber, Duodenum und Pancreas einschliesst, und in einen unteren, die Dünndärme bergenden Abschnitt. So erklärt sich aus der Entwicklungsgeschichte der auffällige Befund, dass das Duodenum, um aus dem oberen in den unteren Raum zu gelangen und in den Dünndarm sich fortzusetzen, unter dem quer ausgespannten Mesocolon hindurchtritt (Fig. 194 und 196 *du*).

Auch am Aufhängeband vom Coecum und vom auf- und absteigenden Schenkel des Dickdarms tritt eine Verwachsung mit dem Bauchfell der Rumpfwand bald in mehr, bald in minder ausgedehnter Weise ein. Es sitzen daher die genannten Darmtheile beim Erwachsenen bald mit ihrer hinteren Wand breit der Rumpfwand an, bald sind sie durch ein mehr oder minder kurzes Mesenterium befestigt.

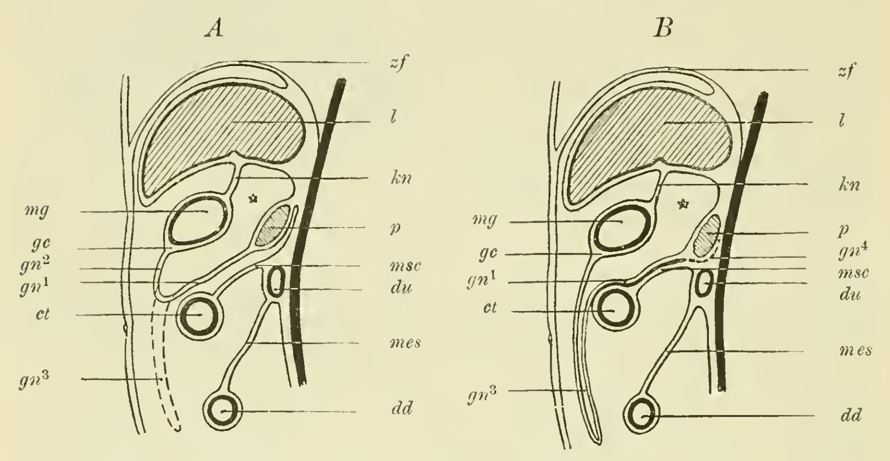


Fig. 196. ***A*, *B* Zwei Schemata zur Entwicklung des grossen Netzbeutels.**

***A* früheres, *B* späteres Stadium.**

zf Zwerchfell. *l* Leber. *p* Pancreas. *mg* Magen. *gc* grosse Curvatur desselben. *du* Duodenum. *dd* Dünndarm. *ct* Colon transversum. * Netzbeutel. *kn* kleines Netz. gn^1 hintere, an der Wirbelsäule entspringende Lamelle des grossen Netzes. gn^2 vordere, an der grossen Magencurvatur (*gc*) befestigte Lamelle des grossen Netzbeutels. gn^3 der über den Dünndarm gewucherte Theil des Netzes. gn^4 der das Pancreas einschliessende Theil des Netzes. *mes* Mesenterium des Dünndarms. *msc* Mesocolon des Colon transversum.

Es bleibt jetzt noch übrig, auf die wichtigen Veränderungen des grossen Netzbeutels einzugehen, mit dessen Entwicklung während der ersten Embryonalmonate wir auf Seite 293 bekannt geworden sind. Der Netzbeutel zeichnet sich einmal durch ein sehr beträchtliches Wachsthum und zweitens dadurch aus, dass er an verschiedenen Stellen mit Nachbarorganen verschmilzt. Anfangs reicht er nur bis zur grossen Magencurvatur (Fig. 194 u. 195), an welche er sich ansetzt; aber schon vom 3. Monat an vergrössert er sich und legt sich über die unterhalb des Magens befindlichen Eingeweide herüber, zuerst über das Colon transversum (Fig. 196 *A*, gn^1, gn^2), dann über die gesammten Dünndärme (Fig. 196 *A*, gn^3). Der Beutel besteht, soweit er sich nach abwärts ausgedehnt hat, aus zwei dicht über einander befindlichen, durch einen

sehr geringen Zwischenraum getrennten Lamellen, die an seinem unteren Rand in einander umbiegen. Von diesen ist die oberflächliche, der vorderen Bauchwand zugekehrte Lamelle an der grossen Magen-Curvatur (*gc*) befestigt, die hintere, den Därmen aufliegende Lamelle findet an der Wirbelsäule ihren ursprünglichen Ansatz und schliesst hier den Hauptheil des Pancreas ein (Fig. 196 *A*, *p*, u. Fig. 195 *p*). In diesem Zustand erhält sich der grosse Netzbeutel bei manchen Säugethieren (Hund). Beim Menschen beginnt er schon vom 4. Embryonalmonat an Verwachsungen einzugehen (Fig. 196 *B*). Die hintere Netzlamelle legt sich in grosser Ausdehnung auf der linken Körperseite der hinteren Bauchwand an und verschmilzt mit ihr (gn^4), so dass ihre Anheftungslinie an der Wirbelsäule seitlich auf den Ursprung des Zwerchfells rückt (Lig. phrenico-lienale). Nach abwärts gleitet sie über die obere Fläche des Mesocolon (*msc*) und über das Colon transversum (*ct*) herüber, mit beiden geht sie Verlöthungen ein, mit dem ersteren schon im 4. Embryonalmonat. Zur Zeit der Geburt sind die beiden Platten des über die Därme herübergewucherten Abschnittes des grossen Netzbeutels, wie bei vielen Säugethieren, durch einen engen Spaltraum getrennt (Fig. 196 *B*, gn^3); im ersten und zweiten Lebensjahr verschmelzen sie gewöhnlich zu einer einfachen Platte, in welcher sich Fettträubchen ablagern.

III. Entwicklung der einzelnen Organe des Eingeweiderohrs.

Das einfache Längenwachsthum, auf welches die eben besprochenen Schlingenbildungen zurückzuführen sind, ist nur ein und zwar keineswegs das hauptsächlichste Mittel, durch welches die Oberfläche des Darms vergrössert wird. Einen viel beträchtlicheren Zuwachs erfährt die letztere dadurch, dass die innere, ursprünglich glatte Epithelschicht, die vom Darmdrüsenblatt des Keims abstammt, Ausstülpungen und Einstülpungen bildet. Durch Einstülpungen nach dem Hohlraum des Darms zu entstehen zahlreiche Falten, kleine Papillen und Zotten, welche der Schleimhaut an den meisten Stellen eine sammetartige Beschaffenheit verleihen; durch Ausstülpung nach der Oberfläche des Rohrs entwickeln sich verschiedene Arten von kleineren oder grösseren Drüsen.

Durch diesen einfachen Mechanismus der Faltenbildung, dessen grosse Bedeutung für die thierische Formgebung schon im ersten Haupttheil im IV. Capitel für sich besonders erörtert wurde, gewinnt die Darmschleimhaut in viel höherem Maasse die Fähigkeit: 1) Verdauungssäfte abzuscheiden und 2) die im Darmcanal mechanisch und chemisch vorbereiteten Nahrungsstoffe aufzusaugen und in die Säftemasse des Körpers überzuführen.

Die zahlreichen Organe, die durch den Faltungsmechanismus gebildet werden, bespreche ich nach den Abschnitten, in welche das Eingeweiderohr eingetheilt wird, und beginne mit den Organen der Mundhöhle.

A. Die Organe der Mundhöhle: Zunge, Tonsille, Speicheldrüsen und Zähne.

1) Die **Zunge** entsteht nach den Untersuchungen von His bei menschlichen Embryonen aus einer vorderen und einer hinteren Anlage (Fig. 197).

Die vordere Anlage erscheint sehr frühzeitig als ein kleiner unpaarer Höcker (Tuberculum impar, HIS) an dem Boden der Mundhöhle in dem von den Unterkieferwülsten umfassten Raum. Sie wird zum Körper und zur Spitze der Zunge, indem sie bald beträchtlich in die Breite wächst und sich mit ihrem vorderen Rand frei über den Unterkiefer hervorschiebt. Auf ihr erheben sich am Anfang des dritten Monats (HIS, KÖLLIKER, HINTZE) bereits schon einzelne Papillen.

Die hintere Anlage geht in die von Papillen freie, dagegen mit Balgdrüsen reichlich versehene Zungenwurzel über. Sie entwickelt sich aus zwei Wülsten in der Gegend, wo der zweite und dritte Schlundbogen in der Medianebene zusammentreffen. Vordere und hintere Anlage vereinigen sich in einer nach vorn offenen, V-förmigen Furche, die sich lange Zeit erhält. An derselben entlang legen sich die umwallten Papillen auf dem Körper der Zunge an. Wo die beiden Schenkel des V zusammenstossen, findet sich eine tiefe Grube, das Foramen coecum, welches von HIS mit der Entstehung der gleich zu besprechenden Schilddrüse in Beziehung gesetzt wird.

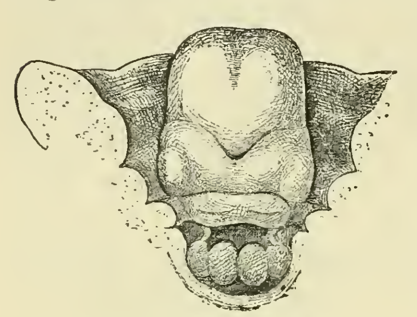


Fig. 197. **Zunge eines menschlichen Embryo von ca. 20 mm Nackenlänge.** Nach HIS, Menschliche Embryonen.

Die Balgdrüsen der Zunge entwickeln sich bei menschlichen Embryonen des achten Monats. In der Umgebung der Ausführgänge einzelner Schleimdrüsen wandern aus den Venen Leukocyten in allmählich steigender Menge in das fibrilläre Bindegewebe ein und verwandeln es in reticuläre Bindesubstanz (STÖHR).

2) Die Anlage der **Tonsille** lässt sich schon bei sehr jungen menschlichen Embryonen in einer kleinen Vertiefung erkennen, die zwischen zweitem und drittem Schlundbogen gelegen und von einer Fortsetzung der Mundhöhlenschleimhaut ausgekleidet ist. Vom vierten Monat an treibt das Epithel zuerst hohle, später auch solide Sprossen, die sich erst nachträglich aushöhlen, in das unterliegende fibrilläre Bindegewebe hinein. Gleichzeitig dringen in dieses Leukocyten aus den Blutgefässen und beginnen es in der Umgebung der epithelialen Hohlräume diffus zu infiltriren. Erst nach der Geburt, im Verlauf des ersten Lebensjahres, kommt es dann zu einzelnen dichteren Ansammlungen von Leukocyten und zur Sonderung wahrer Follikel (STÖHR).

3) Die **Speicheldrüsen** sind bereits schon im zweiten Monat nachweisbar. Zuerst erscheint die Anlage der Submaxillaris bei 6 Wochen alten menschlichen Embryonen (CHIEVITZ), später die Parotis in der achten Woche und zuletzt die Sublingualis.

4) Die **Zähne** kann man wohl in morphologischer Hinsicht als die interessantesten Bildungen der Mundhöhle bezeichnen. Ihre Entwicklung vollzieht sich beim Menschen und bei den Säugethieren in einer keineswegs einfachen und leicht verständlichen Weise; einfacher verhält sie sich dagegen bei den niederen Wirbelthieren, die ich daher zum Ausgangspunkt der Darstellung wieder benutzen will.

Die Zähne, welche bei den Säugethieren, auf den Kieferrändern befestigt, den Eingang zum Darmrohr begrenzen, haben bei den niederen

Wirbelthieren eine sehr weite Verbreitung besessen. Denn bei vielen Arten bedecken sie nicht allein das Dach und den Boden der Mundhöhle und die Innenfläche der Kiemenbogen in grosser Anzahl als Gaumen-, Zungen- und Schlundzähne, sondern sie verbreiten sich auch noch, dicht an einander gereiht, über die ganze Hautfläche und erzeugen, wie bei den Selachiern, einen kräftigen und zugleich biegsamen Panzer.

Die Zähne sind ursprünglich nichts Anderes, als verknöcherte Papillen der Haut und der Schleimhaut, auf deren freier Oberfläche sie gebildet werden. Das lehrt in sehr überzeugender Weise die Entstehung der Hautzähne bei den Selachiern.

Bei jungen Haiembryonen entwickeln sich auf der sonst glatten Oberfläche der Lederhaut, die vom embryonalen Mesenchym abstammt, kleine, zellenreiche Papillen und dringen in die dicke Epidermis hinein (Fig. 198 *zp*). Diese erfährt nun auch ihrerseits eine auf die Zahnbildung hinzielende Veränderung; denn ihre die Papille unmittelbar überziehenden Zellen wachsen zu sehr langen Cylindern aus und stellen ein Organ dar, welchem die Abscheidung des Schmelzes obliegt, die sogenannte Schmelzmembran (Fig. 198 *sm*). Durch weiteres Wachsthum nimmt hierauf die ganze Anlage eine Form an, welche dem späteren Hartgebilde entspricht (Fig. 199).

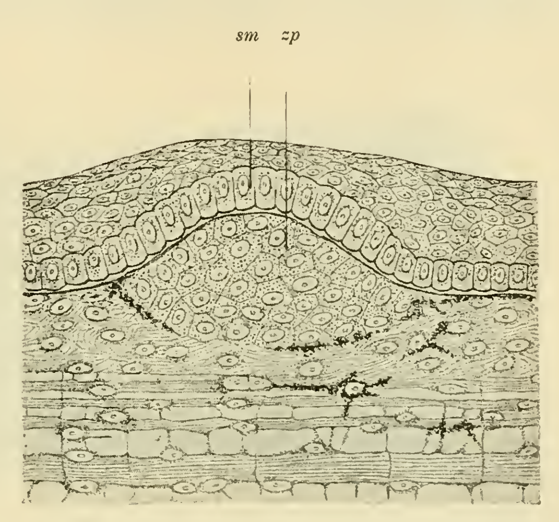


Fig. 198. **Jüngste Anlage eines Hautzahns (einer Placoidschuppe) eines Selachierembryo.** *zp* Zahnpapille. *sm* Schmelzmembran.

Nun beginnt der Verknöcherungsprocess; von den am oberflächlichsten gelegenen Zellen der Papille, der Odontoblastenschicht (*o*) (Membrana eboris), wird eine dünne Lage von Zahnbein (*zb*), das wie eine Kappe der Papille aufsitzt, ausgeschieden. Gleichzeitig beginnt auch die Schmelzmembran (*sm*) ihre abscheidende Thätigkeit und überzieht die Aussenfläche der Zahnbeinkappe (*zb*) mit einer festen, dünnen Schicht von Schmelz (*s*). Auf die zuerst entstandenen Schichten werden weiterhin immer neue aufgelagert, auf die Zahnbeinkappe von innen her durch die Thätigkeit der Odontoblasten neues Zahnbein, auf den Schmelzüberzug von aussen her durch die Schmelzmembran neuer Schmelz. So entwickelt sich ein immer fester und stärker werdender Zahnkörper, der sich mehr und mehr über die Oberfläche der Haut erhebt und mit seiner Spitze schliesslich den Epidermisüberzug durchbricht. Der Zahn gewinnt zuletzt noch eine bessere Befestigung in der Lederhaut dadurch, dass sich Kalksalze an der Fläche, wo das Zahnbein nach unten aufhört, in den oberflächlichen Bindegewebsschichten (lh^2)

ablagern und eine Art von Bindegewebsknochen, das Zahncement, hervorrufen.

Somit baut sich der fertige Zahn aus 3 verkalkten Geweben auf, die aus drei besonderen Anlagen hervorgehen. Das Zahnbein nimmt aus der Odontoblastenschicht der Zahnpapille (Mesenchym), der Schmelz nimmt aus der epithelialen Schmelzmembran (äusseres Keimblatt) und das Cement nimmt aus dem Bindegewebe der Umgebung durch directe Verknöcherung seinen Ursprung. Ausserdem enthält der fertige Zahn in seinem Innern eine Höhle, die von einem blutgefässreichen Bindegewebe (Pulpa), dem Rest der Papille, ausgefüllt wird. Die Schmelzmembran geht, wenn sie ihre Aufgabe erfüllt hat, zu Grunde, indem bei der Abscheidung ihre Cylinderzellen immer niedriger und schliesslich zu platten Schüppchen werden, die später abgestossen werden.

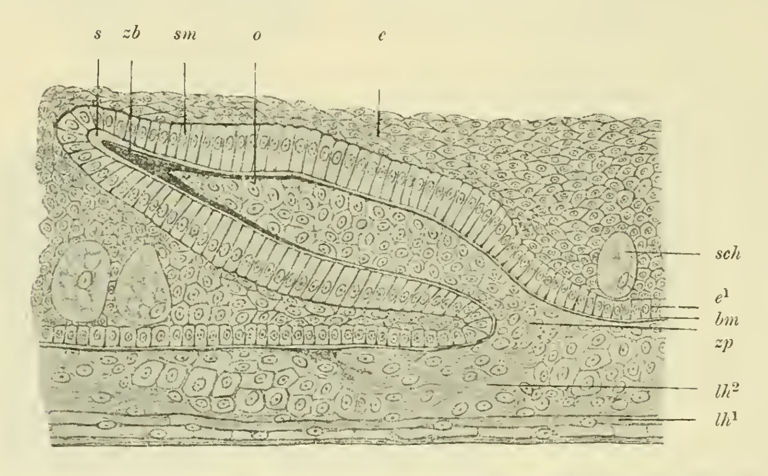


Fig. 199. **Längsdurchschnitt durch eine ältere Anlage eines Hautzahns eines Selachierembryo.**

e Epidermis. e^1 unterste Schicht cubischer Epidermiszellen. *sch* Schleimzellen. lh^1 aus Bindegewebslamellen zusammengesetzter Theil der Lederhaut. lh^2 oberflächliche Schicht der Lederhaut. *zp* Zahnpapille. *o* Odontoblasten. *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran. *bm* Basalmembran.

Von dem eben beschriebenen, einfachen Bildungsmodus weichen bei den Selachiern die Zähne, welche, an den Kieferrändern gelegen, zur Nahrungszerkleinerung dienen, in einem wichtigen Punkte ab; sie nehmen nicht auf der freien Fläche der Schleimhaut, sondern mehr in der Tiefe ihren Ursprung (Fig. 200). Die zahnbildende Strecke des Epithels der Mundschleimhaut hat sich als eine Leiste an der Innenfläche der Kieferbogen in das unterliegende, lockere Bindegewebe weit hineingesenkt (*zl*) und stellt jetzt ein besonderes, von seiner Umgebung unterscheidbares Organ, die Zahnleiste, vor. Der wichtige Unterschied wird dadurch bedingt, dass bei der Entwicklung der Kieferzähne lebhaftere Wucherungsprocesse stattfinden, einmal weil die Kieferzähne viel grösser als die Hautzähne sind, dann weil sie rascher abgenutzt werden und daher auch durch Ersatzzähne rascher ergänzt werden müssen. Wie wir nun beim Studium der thierischen Form-

bildung schon oft zu beobachten Gelegenheit hatten, treten Theile von Epithelmembranen, wenn sie lebhafter wuchern, aus ihrer Umgebung heraus und falten sich entweder nach aussen oder nach innen ein.

An der Zahnleiste selbst ist der Bildungsprocess der Zähne derselbe, wie auf der freien Hautoberfläche. An ihrer dem Kieferknorpel (*k*) zugewandten, äusseren Seite entwickeln sich zahlreiche, neben und hinter einander gelegene Papillen (*zp*), die, wie die Hautpapillen in die Epidermis, so in das eingestülpte Epithel hineinwachsen. Dadurch entstehen in der Tiefe der Schleimhaut mehrere Zahnreihen, von denen die vordersten in der Entwicklung vor den tiefer gelegenen vorauseilen, zuerst aus der Schleimhaut hervorbrechen, um in Function zu treten, nach erfolgter Abnutzung abgestossen und durch die hinter ihnen gelegenen, etwas später entwickelten und daher jüngeren Ersatzzähne verdrängt werden.

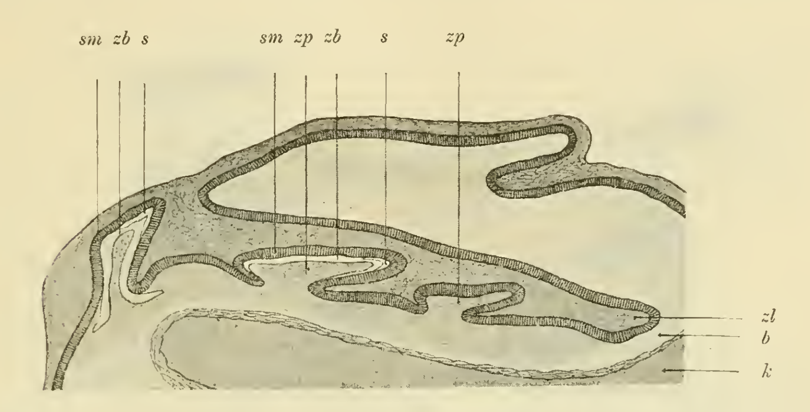


Fig. 200. **Querschnitt durch den Unterkiefer eines Selachierembryo mit Zahnanlagen.**
k Unterkieferknorpel. *zl* Zahnleiste. *zp* Zahnpapille. *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran. *b* bindegewebiger Theil der Schleimhaut.

Während der Zahnwechsel bei den Selachiern, sowie überhaupt bei den niederen Wirbelthieren während der Lebensdauer ein unbeschränkter ist, indem in der Tiefe der Zahnleiste sich immer wieder neue Papillen anlegen (polyphyodont), wird er bei den höheren Wirbelthieren ein beschränkter und findet bei den meisten Säugethieren nur einmal statt. Es werden an der Leiste hinter einander zwei Anlagen gebildet (diphyodont), eine für die Milchzähne und eine zweite für die bleibenden Zähne.

Beim Menschen beginnt die Zahnentwicklung schon im zweiten Monat des Embryonallebens. Vom Epithel der Mundhöhle senkt sich am Ober- und Unterkieferbogen, wie auch bei anderen Säugethierembryonen (Fig. 335), eine Leiste (*zl*) (der Schmelzkeim älterer Autoren) in das zellenreiche, embryonale Bindgewebe hinein. Der Ort, von dem aus sie in die Tiefe geht (Fig. 201 *A* und *B*), wird äusserlich durch eine Rinne, welche dem Kieferbogen parallel verläuft, durch die Zahnfurche (*zf*), gekennzeichnet. Der in Fig. 334 dargestellte Kopf eines menschlichen Embryo zeigt uns die Zahnfurche in geringer Entfernung hinter der Anlage der Oberlippe.

Anfangs ist die Zahnleiste überall gleichmässig dünn und mit glatter Oberfläche gegen ihre Umgebung abgesetzt. Von einzelnen Zahnanlagen ist auf Durchschnitten noch nichts zu sehen. Dann beginnen an der nach aussen gewandten Seite der Leiste an einzelnen Stellen die Epithelzellen zu wuchern und in regelmässigen Abständen von einander so viele Verdickungen zu erzeugen, als Zähne entstehen sollen (Fig. 201 *A*). Beim Menschen, dem 20 Milchzähne zukommen, beträgt ihre Anzahl je 10 im Ober- und Unterkiefer. Die Verdickungen nehmen nun Kolbenform an (Fig. 201 *B*) und lösen sich (beim Menschen von der 14. Woche an) nach und nach von der Aussenfläche der Epithelleiste (*zl*) ab, mit Ausnahme des Kolbenhalses, welcher mit ihr in einiger Entfernung von ihrer Kante in Zusammenhang bleibt. Da die Epithelwucherungen mit der Abscheidung des Schmelzes in Beziehung stehen, haben sie den Namen der Schmelzorgane erhalten.

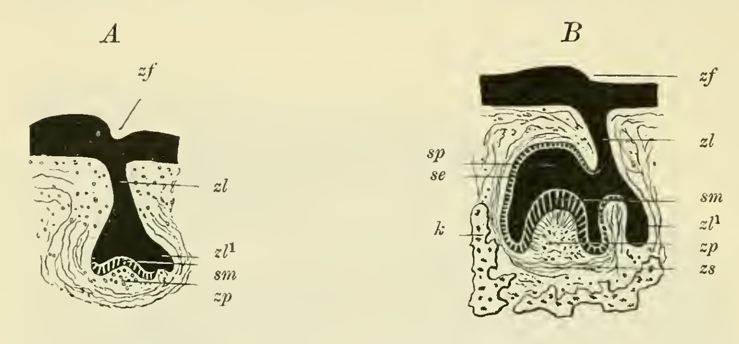


Fig. 201. ***A*, *B* Zwei Stadien in der Entwicklung der Zähne der Säugethiere.** Schematische Durchschnitte.

zf Zahnfurche. *zl* Zahnleiste. *zl*¹ unterster Theil der Zahnleiste, an welchem sich die Anlagen der Ersatzzähne bilden. *zp* Zahnpapille. *sm* Schmelzmembran. *sp* Schmelzpulpa. *se* äusseres Epithel des Schmelzorgans. *zs* Zahnsäckchen. *k* knöcherne Zahnalveole.

Inzwischen sind auch von Seiten des Bindegewebes die ersten zur Zahnbildung hinführenden Schritte geschehen (Fig. 01 *A* und *B*). An der Basis jedes Schmelzorgans gerathen die Bindegewebszellen in lebhafte Wucherung und erzeugen eine dem späteren Zahn entsprechend geformte Papille (*zp*). Diese wächst, wie die Papillen der Hautzähne in die Epidermis, in das Schmelzorgan hinein, welches dadurch die Form einer Kappe annimmt. Nach Röse, welcher die Zahnentwicklung beim Menschen an Serienschnitten methodisch untersucht hat, bilden sich die Papillen bei 10 Wochen alten Embryonen von 3,2 cm Länge, und zwar dringen sie nicht vom tiefsten Punkt aus, sondern mehr seitlich in die einzelnen Schmelzorgane hinein.

Darauf differenziren sich in beiden Anlagen, soweit sie an einander grenzen, die besonderen Schichten, von welchen die Bildung des Zahnbeins und des Schmelzes ausgeht: auf der Oberfläche der Papille (Fig. 201 *B*, *zp*) nehmen die Zellen Spindelform an und legen sich zu einer Art Epithelschicht, der Schicht der Zahnbildungszellen (Membrana eboris oder Elfenbeinhaut), zusammen. Von Seiten des kappenartigen Schmelzorgans wandelt sich die unterste Lage der Zellen, welche an die Papille unmittelbar angrenzt, zu sehr langen Cylindern um und wird zur Schmelzmembran (*sm*) (Membrana adamantinae). Letztere wird an der

Basis der Papille allmählich niedriger und geht hierauf in eine Lage mehr cubischer Elemente (*se*) über, welche die Oberfläche der Kappe gegen das Bindegewebe der Umgebung abgrenzt. Zwischen beiden Zellenlagen (dem äusseren und dem inneren Epithel KÖLLIKER's) gehen die übrigen Epithelzellen eine eigenthümliche Metamorphose ein und liefern eine Art Gallertgewebe, die Schmelzpulpa (*sp*); sie scheiden nämlich eine schleim- und eiweissreiche Flüssigkeit zwischen sich aus und werden selbst zu sternförmigen Zellen, die durch Ausläufer zu einem feinen Netz unter einander verbunden sind. Die Schmelzpulpa ist im fünften bis sechsten Monat am reichlichsten entwickelt und nimmt dann bis zur Geburt in demselben Maasse wieder ab, als sich die Zähne vergrössern.

Das die ganze Anlage umhüllende Bindegewebe enthält reichliche Blutgefässe, von denen auch Sprosse in die Papille hineindringen; es grenzt sich von der Umgebung etwas ab und wird als Zahnsäckchen unterschieden (Fig. 201 *B zs*).

Die weichen Zahnanlagen vergrössern sich bis zum fünften Monat der Embryonalentwicklung und nehmen hierbei die besondere Form der Zähne an, die aus ihnen hervorgehen sollen, der Schneide-, der Eck-, der Backzähne. Dann erst beginnt die Verknöcherung in derselben Weise, wie bei den Hautzähnen (Fig. 202). Es wird von den Odontoblasten (*o*) oder Elfenbeinzellen ein Zahnbeinkäppchen (*zb*) ausgeschieden, welches gleichzeitig von Seiten der Schmelzmembran (*sm*) einen dünnen Ueberzug von Schmelz (*s*) erhält; hierauf lagern sich auf die ersten Schichten immer neue ab, bis die Zahnkrone fertig ist. Unter dem Druck der letzteren atrophirt die Schmelzpulpa (*sp*), die beim Neugeborenen nur noch einen dünnen Ueberzug bildet. Die Papille (*zp*) wandelt sich in ein gallertiges, Blutgefässe (*g*) und Nerven enthaltendes Bindegewebe um und füllt als sogenannte Pulpa die Zahnhöhle aus. Je grösser die ganze Anlage wird, um so mehr hebt sie das die Kieferränder überziehende Zahnfleisch in die Höhe und verdünnt es allmählich. Schliesslich bricht der junge Zahn beim Neugebo-

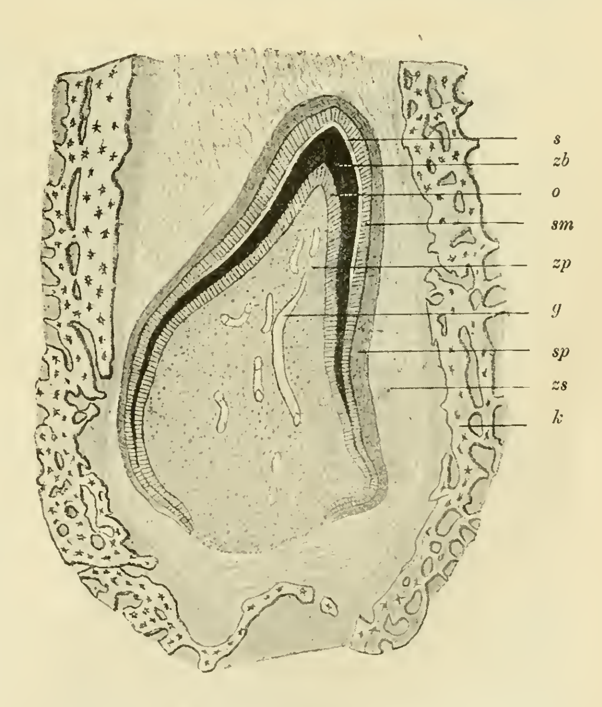


Fig. 202. **Durchschnitt durch die Zahnanlage eines jungen Hundes.**
k knöcherne Zahnalveole. *zp* Zahnpapille. *g* Blutgefäss. *o* Odontoblastenschicht (Elfenbeinmembran). *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran. *zs* Zahnsäckchen. *sp* Schmelzpulpa.

renen durch und streift dabei den atrophisch gewordenen Rest des Schmelzorgans von seiner Oberfläche ab.

Jetzt ist auch die Zeit gekommen, in welcher die dritte feste Zahnsubstanz, das die Wurzel einhüllende Cement, entsteht. Soweit nämlich das Elfenbein keinen Ueberzug von Schmelz empfangen hat, beginnt das angrenzende Bindegewebe des Zahnsäckchens (*zs*), nachdem der Durchbruch der Zähne erfolgt ist, zu verknöchern und ein echtes, an Sharpey'schen Fasern reiches Knochengewebe zu liefern, welches zur festeren Verbindung der Zahnwurzel mit ihrer bindegewebigen Umgebung beiträgt.

Der Durchbruch der Zähne erfolgt gewöhnlich in der zweiten Hälfte des ersten Lebensjahres mit einer gewissen Regelmässigkeit. Zuerst brechen die inneren Schneidezähne des Unterkiefers im 6. bis 8. Monat durch; hierauf folgen nach einigen Wochen diejenigen des Oberkiefers nach. Die äusseren Schneidezähne erscheinen im 7. bis 9. Monat, und zwar im Unterkiefer auch wieder etwas früher als im Oberkiefer. Meist zu Anfang des zweiten Lebensjahres kommen die vorderen Backzähne hervor, zuerst die des Unterkiefers; hierauf werden die Lücken in den beiden Zahnreihen ausgefüllt, indem in der Mitte des zweiten Jahres die Eck- oder Hundszähne das Zahnfleisch durchbrechen. Zuletzt erfolgt der Durchbruch der hinteren Backzähne, der sich bis in's dritte Lebensjahr verzögern kann.

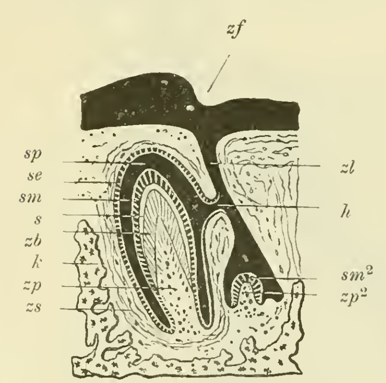


Fig. 203. **Schematischer Durchschnitt zur Entwicklung der Milchzähne und der bleibenden Zähne der Säugethiere. Drittes an Figur 201 *A* und *B* sich anschliessendes Stadium.**

zf Zahnfurche. *zl* Zahnleiste. *k* knöcherne Zahnalveole. *h* Hals, durch welchen das Schmelzorgan des Milchzahns mit der Zahnleiste *zl* zusammenhängt. *zp* Zahnpapille. zp^2 Zahnpapille des bleibenden Zahnes. *zb* Zahnbein. *s* Schmelz. *sm* Schmelzmembran. sm^2 Schmelzmembran des bleibenden Zahns. *sp* Schmelzpulpa. *se* äusseres Epithel des Schmelzorgans. *zs* Zahnsäckchen.

Ausserordentlich frühzeitig erscheinen die Anlagen der Ersatzzähne neben denen der Milchzähne. Sie nehmen, nach den Angaben von Röse, von der 17. Woche an gleichfalls von der Epithelleiste ihren Ursprung. Letztere nämlich ist von der Stelle an, wo sich die Schmelzorgane der Milchzähne von ihr abgelöst haben und nur durch einen Epithelstrang, den Hals, in Verbindung geblieben sind, noch weiter in die Tiefe gewachsen (Fig. 201 *A* und *B* zl^1). Hier treten alsbald nahe der Kante der Leiste (Fig. 203 sm^2, zp^2) abermals kolbenförmige Epithelwucherungen und Zahnpapillen auf, die nach innen von den Säckchen der Milchzähne gelegen sind. Ausserdem entwickeln sich die Schmelzorgane der hinteren Backzähne (der Molarzähne), welche keinem Wechsel unterworfen sind, sondern überhaupt nur einmal angelegt werden, am rechten und linken Ende der beiden Epithelleisten, die sich seitlich immer weiter ausdehnen. In der 17. Woche legt sich der erste Molarzahn, im 6. Monat nach der Geburt der zweite an. Der Weisheitszahn endlich entsteht durch Einstülpung einer Papille in

das verdickte Leistenende durchschnittlich erst im fünften Lebensjahre (Röse).

Die Epithelleiste, an welcher somit alle Milch- und bleibenden Zähne nach einander ihren Ursprung genommen haben, wird von der 17. Woche an durch Wucherungen des Bindegewebes, zunächst im Bereich der Schneidezähne, hie und da durchbrochen und allmählich in eine siebartig durchlöcherte Platte umgewandelt (Röse).

Die Verknöcherung der zweiten Zahngeneration nimmt etwas vor der Geburt ihren Anfang. Es verknöchern die ersten grossen Backzähne, worauf im ersten und zweiten Lebensjahre die Schneidezähne, Eckzähne etc. nachfolgen. Im sechsten Lebensjahre sind daher gleichzeitig 48 verknöcherte Zähne, und zwar 20 Milchzähne und 28 bleibende Zahnkronen, sowie 4 noch zellige Anlagen der Weisheitszähne im Ober- und Unterkiefer enthalten.

Im siebenten Lebensjahre beginnt gewöhnlich der Zahnwechsel. Er wird dadurch eingeleitet, dass unter dem Druck der heranwachsenden, neuen Generation die Wurzeln der Milchzähne einer Zerstörung und Aufsaugung anheim fallen. Man erhält hier genau dieselben Bilder, wie beim Schwund des Knochengewebes, worüber die eingehenden Untersuchungen Kölliker's vorliegen. Es entstehen an den Zahnwurzeln die bekannten Howship'schen Grübchen, in welchen grosse, vielkernige Zellen, die Ostoklasten oder Knochenzerstörer, eingebettet sind. Die Zahnkronen werden gelockert, indem sie den Zusammenhang mit den tieferen Bindegewebsschichten verlieren. Schliesslich werden sie dadurch, dass die bleibenden Zähne unter Ausbildung ihrer Wurzeln aus den Kieferhöhlen hervorbrechen, in die Höhe gehoben und zum Ausfall gebracht.

Die bleibenden Zähne treten gewöhnlich in folgender Ordnung auf. Zuerst erscheinen im siebenten Jahre die ersten Molares, ein Jahr später die unteren mittleren Schneidezähne, welchen die oberen ein wenig später nachfolgen; im neunten Jahre brechen die seitlichen Schneidezähne durch, im zehnten Jahre die ersten Praemolares, im elften die zweiten Praemolares. Dann erst kommen im zwölften und dreizehnten Jahre die Eckzähne und die zweiten Molares zum Vorschein. Der Durchbruch der dritten Molares oder der Weisheitszähne unterliegt vielen Schwankungen, er kann im siebzehnten Lebensjahre erfolgen, sich aber auch bis zum dreissigsten verzögern. Zuweilen erhalten die Weisheitszähne überhaupt keine vollständige Ausbildung, so dass auch das Hervorbrechen ganz unterbleibt.

B. Die aus dem Schlunddarm entstehenden Organe: Thymus, Schilddrüse, Kehlkopf und Lunge.

Während bei den kiemenathmenden Wirbelthieren die Schlundspalten zeitlebens sich erhalten und zur Athmung dienen, schliessen sie sich bei allen Amnioten, sowie theilweise auch bei den Amphibien vollständig. Eine Ausnahme macht nur die erste, zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen gelegene Spalte, die, zur Paukenhöhle und Ohrtrompete umgebildet, in den Dienst des Gehörorgans tritt, wo sie uns später noch beschäftigen wird.

Ganz spurlos verschwinden indessen auch die übrigen Schlundspalten nicht. Aus Epithelstrecken derselben entstehen zwei drüsige, in ihrer

Function noch räthselhafte Organe der Halsgegend, die Thymus, deren Morphologie in der letzten Zeit sehr wesentlich gefördert worden ist, und die Schilddrüse.

1) Die Thymus

ist seit mehreren Jahren ein bevorzugter Gegenstand entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen geworden, seitdem Stieda und Kölliker die interessante Entdeckung gemacht haben, dass sie ihre Entstehung aus dem Epithel einer Schlundspalte nimmt. Diese Entdeckung ist seitdem bestätigt und dabei noch dahin erweitert worden, dass auch bei solchen Thieren, die dauernd durch Kiemen athmen, sich die Thymus aus Epithelstrecken der offenen und in Gebrauch befindlichen Kiemenspalten entwickelt.

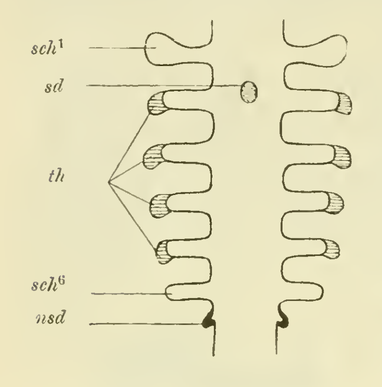


Fig. 204. **Schema zur Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der Nebenschilddrüsen und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Haiembryo,** nach de Meuron.

*sch*¹, *sch*⁶ erste und sechste Schlundtasche. *th* Anlage der Thymus. *sd* Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse.

Betrachten wir zunächst das ursprüngliche Verhältniss bei den Fischen. Wie uns Dohrn, Maurer und de Meuron berichtet haben, hat die Thymus der Selachier (Fig. 204 *th*) und der Knochenfische einen vielfältigen Ursprung und leitet sich aus einzelnen soliden Epithelwucherungen her, die an den dorsalen Enden aller Kiemenspalten, und zwar in stärkerem Maasse an den vorderen als an den nach hinten gelegenen, stattfinden. Bei den Knochenfischen verschmelzen die einzelnen Anlagen frühzeitig, noch ehe sie sich von ihrem Mutterboden abgeschnürt haben, zu einem über dem Ansatz der Kiemenbogen gelegenen, spindelförmigen Organ, das ebenso wie bei den Selachiern später selbständig wird. Einen eigenthümlichen histologischen Charakter gewinnt die ursprünglich epitheliale Bildung dadurch, dass sie von bindegewebigen Elementen

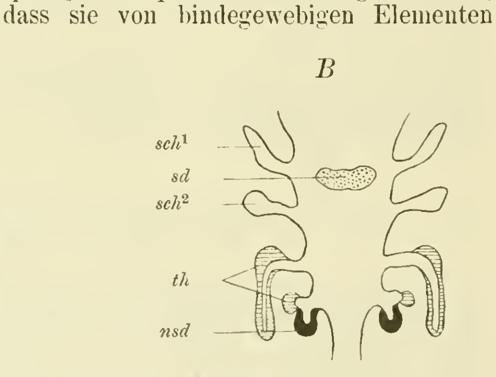
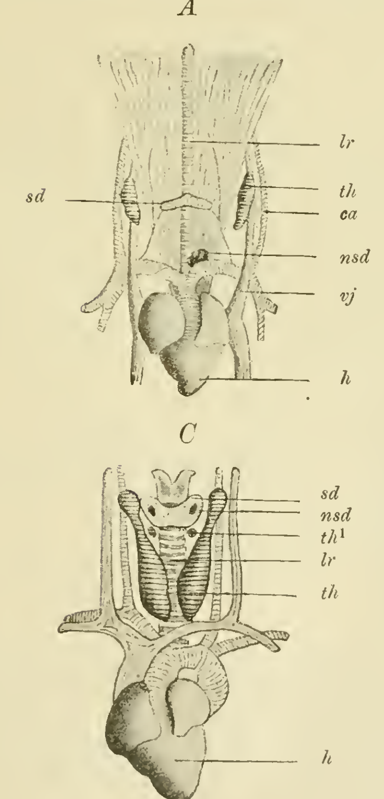


Fig. 205. **Zwei Schemata der Entwicklung der Thymus, der Schilddrüse und der Nebenschilddrüsen und ihrer Beziehungen zu den Schlundtaschen von einem Eidechsenembryo *A* und einem Hühnerembryo *B*.** Nach de Meuron.

*sch*¹, *sch*² erste, zweite Schlundtasche. *sd* Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse. *th* Thymusanlagen.

durchwachsen wird. Erstens wandern Lymphzellen in grosser Menge zwischen die Epithelzellen ein in ähnlicher Weise, wie es Stöhr als häufiges Vorkommniss im Bereich der Schleimhäute beschrieben hat. Zweitens wird die Epithelwucherung von Bindegewebe, in welchem es zur Bildung von Lymphfollikeln kommt, nach allen Richtungen durchsetzt und in kleine Partieen aufgelöst. Hierdurch gewinnt die Thymus das Aussehen eines lymphoiden Organes, in welchem sich die Epithelreste zum Theil nur noch in sehr kleinen, kugeligen Partieen als Hassall'sche Körperchen erhalten. Auf einem noch späteren Entwicklungsstadium entstehen im Organ unregelmässige, mit moleculären Körnchen erfüllte Höhlen durch Zerfall von Lymphzellen und durch eine hie und da stattfindende Einschmelzung des reticulären Bindegewebes.

Bei den höheren, lungenathmenden Wirbelthieren leitet sich die Thymus entweder vom Epithel von zwei bis drei Spalten oder nur vom Epithel der dritten sich schliessenden Schlundspalte her. Ersteres ist bei den Reptilien (Fig. 205 *A*, *th*) und Vögeln (Fig. 205 *B*), letzteres bei Säugethieren der Fall. Bei Reptilien und Vögeln verschmelzen die beiden Anlagen frühzeitig auf jeder Seite der Luftröhre zu einem länglichen Gewebsstreifen, welcher bei jenen kürzer (Fig. 206 *A*), bei diesen sehr langgestreckt ist (Fig. 206 *B*).



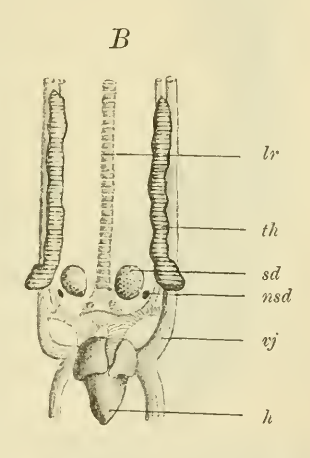


Fig. 206. **Halbschematische Abbildungen zur Veranschaulichung der definitiven Lage von Thymus, Schilddrüse und Nebenschilddrüse am Hals der Eidechse *A*, des Huhnes *B*, des Kalbes *C*.** Nach de Meuron.

sd Schilddrüse. *nsd* Nebenschilddrüse. *th* Thymus. *th*[1] Nebenthymus. *lr* Luftröhre. *h* Herz. *vj* Vena jugularis. *ca* Carotis.

Bei den Säugethieren trägt hauptsächlich die dritte Schlundspalte zur Bildung der Thymus bei. Nach Kölliker, Born, Rabl, Prenant soll sie sogar allein in Frage kommen, während de Meuron, Kastschenko und His eine nur in nebensächlichem Detail abweichende Darstellung geben.

Die weiteren Veränderungen der Thymusanlage bei den Säugethieren und beim Menschen lassen sich kurz dahin zusammenfassen: Der wahrscheinlich von der dritten Schlundtasche aus gebildete Thymusschlauch schliesst nur einen sehr engen Hohlraum ein, besitzt dagegen eine dicke, aus vielen länglichen Epithelzellen zusammengesetzte Wandung (Fig. 207). Er wächst alsdann nach abwärts dem Herzbeutel entgegen und beginnt an diesem Ende nach Art einer traubenförmigen Drüse zahlreiche, rundliche Seitenäste zu treiben (*c*). (Kölliker.) Diese sind von Anfang ihrer Entstehung an solid, während der am Hals gelegene, schlauchartige Theil (*a*) immer noch einen engen Hohlraum erkennen lässt.



Fig. 207. **Thymus eines Kaninchenembryo von 16 Tagen**, vergr. Nach Kölliker.
a Thymuscanal. *o* oberes, *c* unteres Ende des Organs.

Die Sprossung dauert noch längere Zeit fort und greift dabei auf das entgegengesetzte Ende des ursprünglich einfachen Drüsenschlauchs über, bis das ganze Organ den ihm eigenthümlichen, lappigen Bau angenommen hat. Gleichzeitig geht auch eine histologische Metamorphose vor sich, welche aber von den einzelnen Forschern in verschiedener Weise beurtheilt wird. Nach der am meisten verbreiteten Ansicht wachsen lymphoides Bindegewebe und Blutgefässe in die dicken Epithelwandungen hinein und vernichten allmählich das einer acinösen Drüse gleichende Aussehen. Mehr und mehr gewinnen die lymphoiden, aus der Umgebung abstammenden Elemente beim Grösserwerden des Organs die Oberhand; die Epithelreste sind schliesslich nur noch in den Hassall'schen, concentrischen Körpern aufzufinden, wie Maurer für Knochenfische nachgewiesen und His wohl mit Recht auch für den Menschen und die Säugethiere vermuthet hat. Die ursprünglich vorhandene, von der Einstülpung herrührende Höhlung geht verloren, und dafür erscheinen später neue, wohl durch Erweichung des Gewebes entstehende, unregelmässige Hohlraumbildungen. Einige Forscher dagegen, in neuerer Zeit besonders Prenant, lassen einen Theil der Epithelzellen der Thymusanlage sich direct durch wiederholte Theilungen in Lymphkörperchen und adenoides Gewebe umwandeln.

Das weitere Schicksal der Thymus beim Menschen lässt zwei Perioden, eine der fortschreitenden und eine der rückschreitenden Entwicklung, erkennen.

Die erste Periode reicht etwa bis in das zweite Lebensjahr hinein. Die Thymus der linken und rechten Seite rücken bei ihrer Vergrösserung in der Medianebene dicht zusammen und verschmelzen hier zu einem unpaaren, lappigen Organ, dessen doppelter Ursprung sich nur noch dadurch kundgiebt, dass es gewöhnlich aus zwei, durch Bindegewebe getrennten Seitenhälften zusammengesetzt ist. Es liegt vor dem Herzbeutel und vor den grossen Gefässen hinter dem Brustbein und verlängert sich oft nach oben in zwei Hörner, die bis zur Schilddrüse reichen.

Die zweite Periode zeigt uns das Organ in rückschreitender Metamorphose, die meist zu einem vollständigen Schwund führt, worüber das Nähere in den Lehrbüchern der Gewebelehre nachzulesen ist.

2) Die Schilddrüse

findet sich an der vorderen Fläche des Halses und scheint sich in fast allen Classen der Wirbelthiere in einer ziemlich übereinstimmenden, typischen Weise aus einer unpaaren und einer paarigen Ausstülpung des Epithels der Rachenhöhle zu entwickeln. Wir haben daher unpaare und paarige Schilddrüsenanlagen zu unterscheiden.

Die unpaare Anlage ist die am längsten bekannte. Wie namentlich durch die Untersuchungen von W. Müller nachgewiesen worden ist, fehlt sie in keiner einzigen Classe der Wirbelthiere. Sie scheint ein Organ sehr alten Ursprungs zu sein, welches zu der Hypobranchialrinne des Amphioxus und der Tunicaten genetische Beziehungen darbietet.

Die unpaare Schilddrüse entwickelt sich als eine kleine Ausstülpung des Epithels der vorderen Schlundwand in der Medianebene und in der Gegend des zweiten Schlundbogens. Sie löst sich darauf vollständig von ihrer Ursprungsstätte ab und verwandelt sich entweder in einen soliden, kugeligen Körper (Selachier, Teleostier, Amphibien etc.) oder in ein mit enger Höhle versehenes Epithelbläschen (Vögel, Säugethiere, Mensch etc.). Letzteres büsst später seinen Hohlraum gleichfalls ein.

Beim Menschen steht die Entwicklung des unpaaren Theils der Schilddrüse, wie His in seinen Untersuchungen menschlicher Embryonen berichtet, in Beziehung zur Bildung der Zungenwurzel. Die schon früher beschriebenen, in der Gegend des zweiten und dritten Visceralbogens am Boden der Schlundhöhle gelegenen Wülste, welche sich zur Zungenwurzel in der Medianebene vereinigen, umgrenzen eine tiefe Bucht, welche der Ausstülpung des Rachenepithels der übrigen Wirbelthiere gleichwerthig ist. Durch weiteres Zusammenrücken der Wülste schliesst sich die Bucht zu einer Epithelblase, welche noch längere Zeit durch einen engen Gang, den Ductus thyreoglossus, mit der Zungenoberfläche in Verbindung bleibt.

Die paarigen Schilddrüsenanlagen sind von Stieda vor einigen Jahren an Säugethierembryonen entdeckt, genauer aber erst von Born, His, Kastschenko, de Meuron, Prenant u. A. bei Säugethieren und anderen Wirbelthieren (die Cyclostomen ausgenommen) untersucht worden. Sie leiten überall ihre Herkunft von dem Epithel der vierten Schlundspalte her. Bei Amphibien sowohl als bei Vögeln und Säugethieren (Fig. 205 *B*) bildet sich einige Zeit nach dem Erscheinen der unpaaren Anlage jederseits eine hohle Ausstülpung des inneren Keimblatts, welche vom ventralen Bereich der vierten Schlundtasche ausgeht. Sie schnürt sich weiterhin zu einem birnförmigen Bläschen ab und kommt unmittelbar an die Seite des Kehlkopfeingangs zu liegen. Bei manchen Reptilien (Fig. 205 *A*, *nsd*) zeigt sich die interessante Abweichung, dass nur auf der linken Körperhälfte sich eine Ausstülpung entwickelt, während sie rechts rudimentär geworden ist. Sogar bei den Selachiern (Fig. 204) sind, wie de Meuron mit Recht zu behaupten scheint, paarige Schilddrüsenanlagen vorhanden. Es sind dies die schon früher erwähnten, von v. Bemmelen entdeckten Supraperi-

cardialkörper. Sie entstehen als Ausstülpungen des Schlundepithels hinter der letzten Kiemenspalte nahe dem vorderen Herzende. Nach ihrer Ablösung von den Schlundtaschen werden in allen Fällen die beiden Epithelbläschen ringsum vom Bindegewebe eingeschlossen und gehen dann ähnliche Umbildungen wie die unpaare Schilddrüsenanlage ein.

Hinsichtlich der definitiven Lage der paarigen Schilddrüsen bestehen Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Wirbelthierclassen. Bei den Selachiern bleiben die Suprapericardialkörper, von der unpaaren Schilddrüse weit entfernt, in der Nähe des Herzens gelagert. Bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln rücken sie mehr oder minder in die Nähe der unpaaren Anlage und haben daher den Namen der Nebenschilddrüsen erhalten (Fig. 206 *A* u. *B*, *nsd*). Bei den Säugethieren und dem Menschen schliesslich hat die Annäherung, wie zuerst von Born genau festgestellt worden ist, zu einer vollständigen Verschmelzung der unpaaren und der paarigen lateralen Anlagen geführt (Fig. 206 *C*). Sie bilden zusammen einen hufeisenförmigen, den Kehlkopf umgreifenden Körper. Dabei ist zu berücksichtigen, dass die lateralen Anlagen im Vergleich zur medianen Anlage zur Zeit ihrer Verschmelzung nur sehr kleine Knötchen darstellen. In welcher Weise an der Zusammensetzung des ausgebildeten Organs die drei Anlagen betheiligt sind, muss durch genauere Untersuchungen erst noch festgestellt werden. Vorläufig schreibt Kastschenko den seitlichen Anlagen keine grosse Bedeutung für die Entwicklung der Gesammtmasse der Schilddrüse zu, und ebenso nimmt jetzt His für den Menschen an, dass die Seitenlappen der Schilddrüse nur zum Theil aus den seitlichen Anlagen, zum anderen Theil noch aus der mittleren Anlage hervorgehen.

Die weitere Entwicklung der Schilddrüse vollzieht sich bei allen Wirbelthieren in sehr ähnlicher Weise; sie lässt zwei Stadien unterscheiden.



Fig. 208. **Rechte Hälfte der Schilddrüse eines Schweineembryo von 22,5 mm Scheitelsteisslänge.** Nach Born. Vergr. 80fach.

Die laterale (*LS*) und mediane (*MS*) Schilddrüse sind in Verschmelzung begriffen. *g* Blutgefässe, *tr* Trachea.

Auf dem ersten Stadium wächst die Gesammtanlage in zahlreiche cylindrische Stränge aus, die wieder seitliche Knospen treiben (Fig. 208). Indem sich diese unter einander verbinden, entsteht ein Netzwerk, in dessen Lücken sich Gefässsprossen mit embryonalem Bindegewebe ausbreiten. Beim Hühnchen findet man die Schilddrüse auf diesem Stadium am neunten Tage der Bebrütung, bei Kaninchenembryonen, wenn sie etwa 16 Tage alt sind, beim Menschen im zweiten Monat.

Auf dem zweiten Stadium zerfällt das Netzwerk der Epithelbalken in die für die Schilddrüse charakteristischen Follikel. Es erhalten die

Balken ein enges Lumen, um welches die cylindrischen Epithelzellen regelmässig angeordnet sind. Dann bilden sich an ihnen in kleinen Abständen von einander Erweiterungen aus, die durch leichte Einschnürungen getrennt sind (Fig. 209). Indem letztere tiefer werden, zerfällt schliesslich das gesammte Netzwerk der Stränge in zahlreiche kleine, hohle Epithelbläschen oder Follikel, die durch ein gefässreiches, embryonales Bindegewebe von einander getrennt sind. Später vergrössern sich die Follikel, namentlich beim Menschen, dadurch, dass von den Epithelzellen colloide Substanz in beträchtlicher Menge in den Hohlraum ausgeschieden wird.



Fig. 209. **Schnitt durch die Schilddrüse eines Schafembryo von 6 cm.** Nach W. Müller.
sch schlauchförmige Drüsenanlagen. *f* in Bildung begriffene Drüsenfollikel. *b* interstitielles Bindegewebe mit Blutgefässen (*g*).

Für die menschliche Schilddrüse dürften noch einige weitere Detailangaben, die wir His verdanken, von Interesse sein. Es erklären sich nämlich aus der Entwicklung einige seltenere anatomische Befunde, wie der Ductus lingualis, der Ductus thyreoideus, die Glandula suprahyoidea und praehyoidea. Wie schon erwähnt wurde, hängt beim Menschen die unpaare Schilddrüsenanlage mit der Zungenwurzel zusammen durch den Ductus thyreoglossus. Derselbe verlängert sich, wenn die Schilddrüse von ihrem Ursprung weg weiter nach abwärts rückt, zu einem feinen, epithelialen Gang, dessen Ausmündungsstelle dauernd als Foramen coecum an der Zungenwurzel sichtbar bleibt. Die übrige Strecke bildet sich in der Regel zurück, bleibt aber ab und zu in einzelnen Theilen auch dauernd erhalten. So verlängert sich zuweilen das Foramen coecum in einen $2^1/_2$ cm langen, zum Zungenbeinkörper führenden Canal (Ductus lingualis). In anderen Fällen geht der mittlere Theil der Schilddrüse nach oben in ein Horn über, das sich bis zum Zungenbein in ein Rohr fortsetzt (Ductus thyreoideus). Endlich sind nach His wohl auch als Reste des Ductus thyreoglossus die in der Umgebung des Zungenbeins ab und zu beobachteten Drüsenbläschen zu deuten, die Nebenschilddrüsen, wie die Glandula supra- und praehyoidea.

3) Lunge und Kehlkopf.

Die Lunge mit ihren Ausführwegen (Kehlkopf und Luftröhre) entwickelt sich aus dem Schlunddarm, einer gelappten Drüse vergleichbar, in einer, wie es scheint, für alle amnioten Wirbelthiere ziemlich übereinstimmenden Weise. Unmittelbar hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage (Fig. 210 *Sd*) entsteht an der ventralen Seite des Schlunddarms eine Rinne (*Kk*), welche an ihrem proximalen Ende ein wenig ausgeweitet ist. Beim Hühnchen wird sie schon am Anfang des dritten Tages, beim Kaninchen am zehnten Tage nach der Befruchtung und beim menschlichen Embryo von 3,2 mm Länge bemerkbar. Bald setzt sich die rinnenförmige Ausbuchtung durch zwei seitliche Leisten von dem oberen Abschnitt des Darmrohrs ab, wodurch die erste Andeutung einer Sonderung in Speise- und Luftröhre gegeben ist (Fig. 210).

Hierauf wachsen aus ihrem erweiterten, hinteren Ende (Fig. 210 u. 192) zwei kleine Schläuche (*Lg*), die Anlagen der beiden Lungenflügel, nach beiden Seiten hervor (beim Hühnchen in der Mitte des dritten Tages). In eine dicke Schicht embryonalen Bindegewebes eingehüllt, grenzen sie nach hinten unmittelbar an die Herzanlage an, seitlich ragen sie in die vordere, spaltförmige Verlängerung der Leibeshöhle hinein. Hiermit sind die wesentlichen Theile des Athmungsapparates angelegt; sie gleichen bei den amnioten Wirbelthieren auf diesem Stadium den einfachen Sackbildungen, als welche uns die Lungen bei den Amphibien dauernd entgegentreten.

Fig. 210. **Eingeweiderohr eines menschlichen Embryo (*R* His) von 5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergrösserung 20.

RT Rathke'sche Tasche. *Uk* Unterkiefer. *Sd* Schilddrüse. *Ch* Chorda dorsalis. *Kk* Kehlkopfeingang. *Lg* Lunge. *Mg* Magen. *P* Pancreas. *Lbg* Lebergang. *Ds* Dottergang (Darmstiel). *All* Allantoisgang, *W* Wolff'scher Gang mit hervorsprossendem Nierengang (Ureter). *B* Bursa pelvis.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung trennen sich die durch einen Spalt communicirenden Anlagen von Luft- und Speiseröhre durch eine Abschnürung, die von hinten, wo die Lungenbläschen hervorgesprosst sind, beginnt und allmählich nach vorn fortschreitet. Hier unterbleibt die Abschnürung an der Stelle, welche zum Eingang des Kehlkopfes wird. Letzterer lässt sich beim Menschen am Ende der fünften Woche als eine Anschwellung am Anfang der Luftröhrenanlage unterscheiden; seine Knorpel erhält er in der achten bis neunten Woche. Von diesen entsteht der Schildknorpel nach vergleichend-anatomischen Untersuchungen von Dubois durch Verschmelzung eines vierten und fünften Schlundbogens, während Ring- und Stellknorpel, sowie die Halbringe der Luftröhre selbständige Verknorpelungen in der Schleimhaut sind.

In der Umwandlung der primitiven Lungenschläuche sind zwei Stadien beim Menschen und bei den Säugethieren zu unterscheiden.

Das erste Stadium beginnt damit, dass sich der Schlauch verlängert und am Ursprung aus der Luftröhre verdünnt, am anderen Ende dagegen erweitert. Dabei treibt er nach Art einer alveolären Drüse [beim Menschen vom Ende des ersten Monats an (His)] hohle Ausstülpungen, welche in die dicke Bindegewebshülle hineinwachsen und sich an ihrem blinden Ende wieder zu Bläschen erweitern. Die erste Sprossenbildung ist auf beiden Seiten eine unsymmetrische (Fig. 211), indem der linke Lungenschlauch zwei, der rechte drei knospenartige Auftreibungen liefert. Hiermit ist von Anfang an ein wichtiges

Verhältniss in der Architektur der Lunge festgestellt, nämlich die Sonderung des rechten Flügels in 3, des linken in 2 Hauptlappen.



Fig. 211. **Constructionsbild der Lungenanlage von einem menschlichen Embryo** (*Pr* His) **von 10 mm Nackenlänge.** Nach His.
lr Luftröhre. *br* rechter Bronchus. *sp* Speiseröhre. *bf* bindegewebige Hülle und Serosa (Brustfell), in welche die epitheliale Lungenanlage hineinwächst. *O*, *M*, *U* Anlage des rechten oberen, mittleren, des unteren Lungenlappens. O^1, U^1 Anlage des oberen und des unteren Lappens von der linken Lunge.

Die weitere Sprossung ist eine ausgeprägt dichotome (Fig. 188 u. 212). Sie geschieht in der Weise, dass jedes Endbläschen (primitives Lungenbläschen), welches Anfangs kuglig ist, sich an seiner der Anheftung gegenüber liegenden Wand abplattet und einschnürt (*lb*). So spaltet es sich gleichsam in 2 neue Lungenbläschen, die sich dann weiter in einen längeren Stiel (Seitenbronchus) und eine kuglige Erweiterung sondern. Indem sich ein derartiger Sprossungsprocess noch längere Zeit, beim Menschen bis in den sechsten Monat, fortsetzt, entsteht ein complicirtes Canalsystem, der Bronchialbaum, der links und rechts mit einem Hauptbronchus in die Luftröhre einmündet und an seinen immer feiner werdenden Endzweigen mit kolbenförmigen Erweiterungen, den primitiven Lungenbläschen, besetzt ist. Letztere sind zuerst nur an der Oberfläche des Lungenflügels gelegen, während das Canalwerk die Mitte einnimmt.

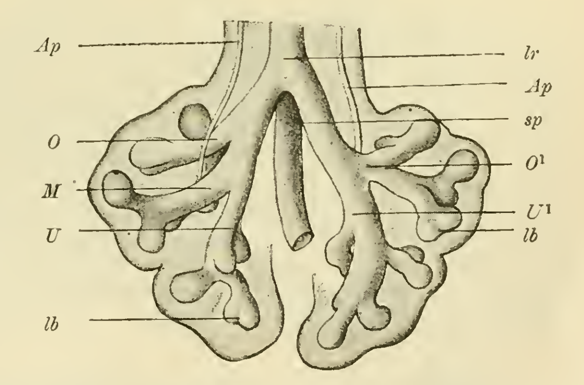


Fig. 212. **Constructionsbild der Lungenanlage von einem älteren menschlichen Embryo** (*N* His). Nach His. Vergr. 50fach.
Ap Arteria pulmonalis. *lr* Luftröhre. *sp* Speiseröhre. *lb* Lungenbläschen in Theilung. *O* rechter oberer Lungenlappen mit zuführendem, eparteriellem Bronchus. *M*, *U* rechter mittlerer und unterer Lungenlappen. O^1 linker oberer Lungenlappen mit zuführendem, hyparteriellem Bronchus. U^1 linker unterer Lungenlappen.

Während der Sprossung rücken die an Volum sich vergrössernden Lungen weiter nach abwärts in die Brusthöhlen hinein und kommen dabei mehr und mehr links und rechts vom Herzen zu liegen. Beim Hineinwachsen in die Brusthöhlen (Fig. 359 *br.h*) treiben sie die seröse Auskleidung derselben vor sich her und erhalten auf diese Weise ihren Brustfellüberzug (die Pleura pulmonalis oder das viscerale Blatt der Pleura).

Auf dem zweiten Stadium nimmt das bis jetzt nach dem Typus einer traubenförmigen Drüse gebaute Organ die charakteristische Lungenstructur an. Die Umbildung beginnt beim Menschen, wie Kölliker angiebt, im sechsten Monat und findet im letzten Monat der Schwanger-

schaft ihren Abschluss. Es entstehen jetzt an den feinen Endröhrchen des Bronchialbaumes, den Alveolargängen, sowie an ihren endständigen, blasenartigen Erweiterungen dicht bei einander sehr zahlreiche, kleine Aussackungen. Dieselben schnüren sich aber im Unterschied zu früher von der Ursprungsstelle nicht ab, sondern communiciren durch weite Oeffnungen und stellen so die Luftzellen oder Lungenalveolen dar. Ihre Grösse ist beim Embryo eine drei- bis viermal geringere, als beim Erwachsenen; hieraus schliesst Kölliker, dass die Volumzunahme der Lunge von der Geburt bis zur vollen Ausbildung des Körpers einzig und allein auf Rechnung des Wachsthums der embryonal angelegten Elemente zu setzen sei.

Die epitheliale Auskleidung der Lunge bildet sich in den einzelnen Abschnitten während der Entwicklung in verschiedener Weise um. Im gesammten Bronchialbaum nehmen die Epithelzellen an Höhe zu, gewinnen theils eine cylindrische, theils eine cubische Form und bedecken sich vom vierten Monat an (Kölliker) auf ihrer freien Oberfläche mit Flimmern. In den Luftbläschen dagegen platten sich die nur in einer Schicht angeordneten Zellen mehr und mehr ab und werden beim Erwachsenen so dünn, dass man früher das Vorhandensein eines Epithelüberzugs ganz in Abrede stellte. Sie nehmen dann eine ähnliche Beschaffenheit wie Endothelzellen an; wie bei diesen sind ihre gegenseitigen Grenzen nur nach Behandlung mit dünnen Silberlösungen nachzuweisen.

C. Die Drüsen des Dünndarms: Leber und Packreas.

1) Die Leber.

In dem Abschnitt, der über die Leber handelt, ist nicht nur auf die Entwicklung des Drüsenparenchyms, sondern auch der verschiedenen Leberbänder, wie des kleinen Netzes, des Ligamentum suspensorium u. s. w., einzugehen; mit diesen ist sogar zu beginnen, da sie sich von einem Gebilde herleiten, welches entwicklungsgeschichtlich älter als die Leber ist, nämlich von einem ventralen Mesenterium oder Darmgekröse. Ein solches sollte man im Hinblick auf die paarige Entstehung der Leibeshöhle in der ganzen Länge des Darmcanals an seiner ventralen Seite in derselben Weise, wie an seiner Rückenseite, entwickelt finden. Anstatt dessen trifft man es nur am vorderen Abschnitt des Darmcanals an einer Strecke, welche vom Schlund bis zum Ende des Zwölffingerdarms reicht.

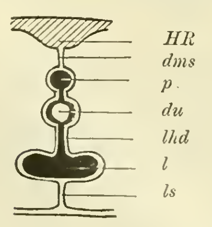


Fig. 213. **Schema (Querschnittsbild) zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse des Duodenum, des Pancreas und der Leber und des zu ihnen gehörigen Bandapparates.**

HR hintere Rumpfwand. *du* Duodenum. *p* Pancreas. *l* Leber. *dms* dorsales Mesenterium. *lhd* Ligamentum hepato-duodenale. *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.

Eine besondere Bedeutung gewinnt das ventrale Mesenterium noch dadurch, dass in ihm mehrere ansehnliche Organe ihre Entstehung nehmen; nach vorn das Herz mit den das Blut zu ihm zurückführenden Gefässen, mit dem Endstück der Venae omphalomesentericae und der Vena

umbilicalis, unmittelbar dahinter die Leber mit ihrem Ausführgang und ihren Gefässen.

Der Theil, welcher während eines frühen Entwicklungsstadiums das Herz einschliesst, heisst Mesocardium anterius und posterius oder Herzgekröse; er wird uns später bei Betrachtung der Herzentwicklung weiter beschäftigen. Der nach hinten sich anschliessende Abschnitt

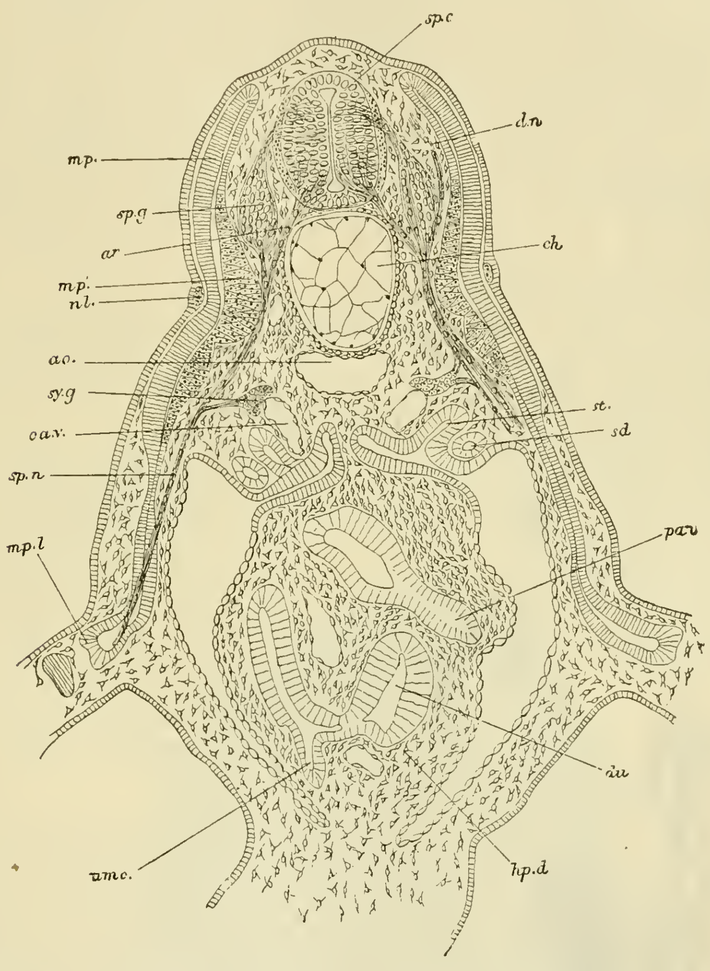


Fig. 214. **Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Scylliumembryo.** Nach Balfour.

Zwischen der dorsalen Rumpfwand und der Bauchwand, an welcher der Ansatz vom Stiel des Dottersacks getroffen ist, spannt sich ein breites, zellenreiches Mesenterium aus und trennt die Leibeshöhle vollständig in eine linke und eine rechte Hälfte. Im Mesenterium ist zweimal das Duodenum (*du*) getroffen, welches nach oben die Anlage des Pancreas (*pan*), nach unten die Anlage der Leber *hpd* abgiebt. Ferner sieht man die Abgangsstelle des Dottergangs (*umc*) vom Duodenum. *spc* Rückenmark. *spg* Ganglien der hinteren Wurzel. *ar* vordere Wurzel. *dn* dorsalwärts verlaufender, von der hinteren Wurzel entspringender Ast. *mp* Muskelplatte. *mp*[1] der bereits in Muskeln umgewandelte Theil derselben. *mpl* ein Theil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitäten hervorgehen. *nl* Nervus lateralis. *ao* Aorta. *ch* Chorda. *syg* Sympathicusganglion. *cav* Cardinalvene. *spn* Spinalnerv. *sd* Segmentalgang (Urnierengang). *st* Segmentalrohr (Urnierencanälchen).

(Fig. 213) ist von den Embryologen bisher weniger beachtet worden; da er von der kleinen Curvatur des Magens und dem Duodenum (*du*) zur vorderen Rumpfwand ausgeht, mag er als vorderes Magen- und Duodenalgekröse oder unter einer umfassenderen Bezeichnung als vorderes Darmgekröse (*lhd*+*ls*) besonders unterschieden werden. Es ist von Kölliker an Durchschnitten von Kaninchenembryonen als Leberwulst und von His in seiner Anatomie menschlicher Embryonen als Vorleber beschrieben worden. Es stellt eine zellenreiche Gewebsmasse dar, welche sich zwischen Bauchwand und die genannten Darmabschnitte hineinschiebt; auch zur Entwicklung des Zwerchfells steht es in Beziehung, worüber in Capitel 17 noch besonders gehandelt werden wird. In ihm trifft man ferner auf den Querschnitten durch Embryonen vom Menschen und von Säugethieren die weiten Venae omphalomesentericae an. Soweit bei den Wirbelthieren ein Herzgekröse (Mesocardium) und ein vorderes Darmgekröse (Mesogastrium anterius) entwickelt ist, erscheint die Leibeshöhle auch später als eine paarige Bildung.

Dies zeigt uns deutlich der Querschnitt durch einen Selachierembryo (Fig. 214). In dem bindegewebigen Mesenterium, das von der Aorta (*ao*) bis zur vorderen Rumpfwand reicht, ist das Duodenum (*du*) eingeschlossen und lässt dorsalwärts das Pancreas (*pan*) und ventralwärts die Leber (*hp.d*) aus seiner Wand hervorsprossen.

Im vorderen Darmgekröse (Leberwulst oder Vorleber) beginnt sich die Leber schon sehr frühzeitig zu entwickeln und zeigt hierbei zwei, wie sich weiter zeigen wird, unwesentliche Modificationen, denn bald tritt sie als eine einfache, bald als eine doppelte Ausstülpung der epithelialen Auskleidung des Duodenum an seiner ventralen Fläche auf.

Das erstere ist zum Beispiel bei den Amphibien und den Selachiern der Fall. Bei Bombinator (Fig. 180 *l*) entsteht, wie Götte gezeigt hat, die Leber als eine weite, ventralwärts gerichtete Ausbuchtung des Darms, die unmittelbar vor der Ansammlung des Dottermaterials gelegen ist. In dieser einfachsten Form erhält sich die Leber dauernd beim Amphioxus lanceolatus, bei welchem sie unmittelbar hinter der Kiemenregion als Anhang des Darmcanals aufzufinden ist.

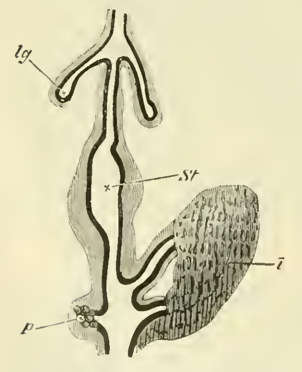


Fig. 215. **Schematische Darstellung des Darmcanals eines Hühnchens vom vierten Tage.** Nach Götte. Die schwarze Linie bezeichnet das innere Keimblatt, die Schattirung in ihrer Umgebung das Darmfaserblatt. *lg* Lunge. *St* Magen. *p* Pancreas. *l* Leber.

Verdoppelt erscheint dagegen von Anfang an die Anlage der Leber bei den Vögeln und den Säugethieren. Wie schon seit den Untersuchungen von Remak bekannt ist, wachsen am dritten Tage der Bebrütung beim Hühnchen zwei Schläuche (Fig. 215 *l*) unmittelbar hinter dem spindeligen Magen (*St*) aus der ventralen Wand des Duodenum hervor. Sie liegen Anfangs nicht neben, sondern hinter einander (cranialer Lebergang von Felix), wuchern in die breite Zellenmasse des ventralen Magengekröses (den Leberwulst) hinein, wenden sich, der eine mehr nach vorn und links, der andere mehr nach hinten und rechts, und umfassen dabei von oben her die zum Herzen verlaufende Vena omphalomesenterica. Etwas abweichend davon ist der Hergang bei

den Säugethieren. Nach den Beobachtungen von Kölliker legt sich bei Kaninchenembryonen von 10 Tagen zuerst der vordere, primitive Leberschlauch an, zu welchem sich dann noch ein hinterer (caudaler) Gang nach Ablauf eines Tages hinzugesellt. Auch bei menschlichen Embryonen von 4 mm Länge hat His zuerst nur einen einfachen Lebergang und erst einige Zeit später noch einen zweiten nachgewiesen (Fig. 192 *Lbg*).

Die Anfangsstücke der beiden primitiven Leberschläuche werden zu dem rechten und dem linken Ductus hepaticus. Ursprünglich münden sie bei den Vögeln und Säugethieren, wie wir gesehen haben, dicht neben einander in das Duodenum ein; dann bildet sich an ihrer Einmündungsstelle eine kleine Aussackung des Duodenum, welche die beiden Ductus hepatici aufnimmt. Sie vergrössert sich allmählich zu einem langen, unpaaren Canal, dem Gallengang oder Ductus choledochus, was zur Folge hat, dass sich die ganze Leber von ihrer Ursprungsstätte weiter entfernt.

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verwandelt sich sowohl die unpaare, als die paarige Leberanlage ziemlich rasch in eine vielfach verzweigte, tubulöse Drüse, welche dadurch, dass die Drüsenschläuche sich frühzeitig unter einander zu einem engen Netz verbinden, einen besonderen Charakter aufgeprägt erhält, der von einfachen tubulösen Drüsen abweicht. Es treiben nämlich die primitiven Leberschläuche zahlreiche seitliche Knospen, die bei einigen Wirbelthieren (Amphibien, Selachiern) gleich von Anfang an hohl, bei anderen (Vögel, Säugethiere, Mensch) solid sind. Eingebettet in die embryonale Bindesubstanz des vorderen Darmgekröses, wachsen sie hier zu hohlen Röhren, dort zu soliden



Fig. 216. **Durchschnitt durch die Leberanlage eines Hühnchens am sechsten Tage der Bebrütung.** Schwach vergrössert.

lc Netzwerk der Lebercylinder. *lc*[1] Lebercylinder quergeschnitten. *g* Blutgefässe. *gw* Gefässwand (Endothel). *bl* Blutkörperchen. *bf* Bauchfellüberzug der Leber.

Cylindern aus. Dieselben bedecken sich auch ihrerseits alsbald mit entsprechenden seitlichen Fortsätzen und so fort. Indem diese einander entgegenwachsen, und, wo sie sich treffen (Fig. 216 *lc*), verschmelzen, entsteht ein dichtes Netzwerk hohler Drüsencanälchen oder solider Lebercylinder in der gemeinsamen, bindegewebigen Grundlage.

Gleichzeitig mit dem epithelialen Netzwerk bildet sich in seinen Lücken ein Netzwerk von Blutgefässen (*g*). Aus der Vena omphalomesenterica, die, wie schon oben bemerkt wurde, von beiden Leberschläuchen umfasst wird, wachsen zahlreiche Sprossen hervor und verbinden sich unter einander, indem sie Seitenäste treiben, in entsprechender Weise wie die Lebercylinder.

In diesem Zustand findet man die Leber beim Hühnchen am sechsten Tage. Sie ist jetzt schon zu einem ziemlich voluminösen Organ geworden und ebenso, wie bei den Säugethieren und dem Menschen, aus zwei gleich grossen Lappen zusammengesetzt, von denen ein jeder aus einem der beiden primitiven Lebergänge durch Sprossung entstanden ist. Die beiden Lappen erzeugen am ventralen Mesenterium einen in die linke und einen in die rechte Leibeshöhle vorspringenden Wulst (Fig. 213).

Eine weitere Massenzunahme der Leber erfolgt in der Weise, dass von den netzförmig verbundenen Lebercylindern neue Seitenäste hervorsprossen und Anastomosen eingehen, wodurch fortwährend neue Maschen gebildet werden.

Hiermit sind die wesentlichen Theile der Leber in der Anlage vorhanden: 1) die secretorischen Leberzellen und die Gallengänge, 2) der Bauchfellüberzug und der Bandapparat, welche beide vom ventralen Darmgekröse herrühren. Die zum definitiven Zustand führenden Veränderungen dieser Theile sind jetzt noch in das Auge zu fassen.

Das Epithel der Ausführwege und das secretorische Leberparenchym leiten sich von den beiden Leberschläuchen und dem Netzwerk der Lebercylinder, den Bildungsproducten des Darmdrüsenblattes, her.

Durch Ausweitung des hinteren der beiden primitiven Leberschläuche (caudaler Gang von Felix) legt sich die G a l l e n b l a s e an; sie ist beim Menschen bereits im zweiten Monat vorhanden.

Das Netzwerk der bald hohlen, bald soliden Lebercylinder wandelt sich in einer doppelten Weise um.

Ein Theil wird zu den Ausführungsgängen (den Ductus biliferi). In den Fällen, in denen Anfangs die Lebercylinder solid erscheinen, beginnen sie sich auszuhöhlen und ihre Zellen sich zu einem cubischen oder cylindrischen Epithel um das Lumen herum anzuordnen. Hierbei müssen einzelne Zweige des Netzwerks sich rückbilden. Denn während ursprünglich alle Lebercylinder unter einander durch Anastomosen zusammenhängen, ist dies bei den Gallengängen des Erwachsenen, wie Kölliker bemerkt, nicht mehr der Fall, mit Ausnahme der Leberpforte, wo sich die bekannten Gallengangsgeflechte finden.

Der übrige Theil des Netzwerks liefert das secretorische Parenchym der Leberzellen. Der während der Entwicklung so deutlich hervortretende Charakter einer netzförmigen, tubulösen Drüse ist auch am ausgebildeten Organ bei niederen Wirbelthieren, wie bei Amphibien und Reptilien, noch zu erkennen. Die Drüsenröhrchen, die gleich bei ihrer Entstehung hohl angelegt werden, zeigen auch später ein ausserordentlich enges, nur durch künstliche Injection nachweisbares Lumen, welches auf Querschnitten von etwa drei bis fünf Leberzellen umgeben wird. Durch

ihre vielfältigen Anastomosen erzeugen sie ein ausserordentlich dichtes Netzwerk, dessen enge Zwischenräume von einem Netzwerk von Blutgefässcapillaren mit sehr geringfügigen Mengen von Bindesubstanz ausgefüllt werden.

Bei den höheren Wirbelthieren (Vögel, Säugethiere, Mensch) tritt später der tubulöse Drüsenbau sehr in den Hintergrund; es gewinnt die Leber eine complicirte Structur, über welche in Lehrbüchern der Histologie das Nähere nachzulesen ist.

In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht ist auch hier Dreierlei nicht aus dem Auge zu verlieren; erstens sind die Gallengangscapillaren durch Aushöhlung der primitiven Lebercylinder entstanden; zweitens werden sie nur von 2 Leberzellen, die sehr gross und schollenförmig werden, begrenzt, und drittens treiben sie Ausstülpungen zwischen und sogar in die Leberzellen selbst hinein. Hierdurch wird in der Anordnung der feinen Gallengangscapillaren und der Leberzellen eine grössere Complication herbeigeführt, welcher auch eine grössere Complication in der Vertheilung der Gefässcapillaren entspricht. Durch alles dieses wird die ursprünglich tubulöse Drüsenstructur im ausgebildeten Organ fast vollständig verwischt. — Bekanntlich ist beim Erwachsenen das Leberparenchym durch bindegewebige Scheidewände in kleine Läppchen (Acini oder Lobuli) abgetheilt. Am Anfang der Entwicklung ist eine solche Lappenbildung nicht erkennbar, da alle Lebercylinder zu einem Netzwerk verbunden sind. Sie entsteht beim menschlichen Embryo erst vom Anfang des vierten Monats an.

Jetzt noch einige Worte über den Bandapparat und über die Form- und Grössenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet.

Der Bandapparat ist, wie schon im Eingang bemerkt wurde, in einem ventralen Darmgekröse (Vorleber) vorgebildet. Das Gekröse wird, indem die beiden Leberschläuche vom Duodenum aus hineinwachsen und durch fortgesetzte Sprossung den rechten und den linken Leberlappen erzeugen (Figuren 213, 214 und 217) in drei Abschnitte zerlegt,

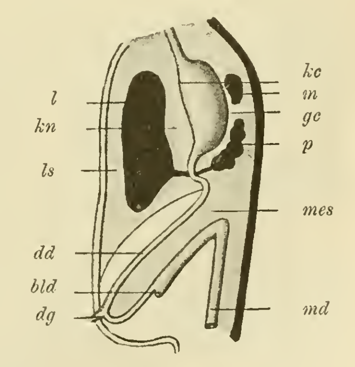


Fig. 217. **Schema zur Veranschaulichung der ursprünglichen Lageverhältnisse von Leber, Magen, Duodenum, Pancreas und Milz und von dem dazu gehörigen Bandapparat.** Die Organe sind auf einem Längsdurchschnitt zu sehen.

l Leber. *m* Milz. *p* Pancreas. *dd* Dünndarm. *dg* Dottergang. *bld* Blinddarm. *md* Mastdarm. *kc* kleine Curvatur. *gc* grosse Curvatur des Magens. *mes* Mesenterium. *kn* kleines Netz (Lig. hepatogastricum und hepato-duodenale). *ls* Ligamentum suspensorium hepatis.

erstens in einen mittleren Theil, der für beide Leberlappen den Bauchfellüberzug liefert, zweitens in ein Band, das von der vorderen convexen Leberfläche in sagittaler Richtung zur Bauchwand bis zum Nabel geht und in seinem freien Rand die später obliterirende Nabelvene einschliesst (Ligamentum suspensorium und L. teres hepatis) (Fig. 213 und 217 *ls*), drittens in ein Band, das von der entgegengesetzten concaven Leberfläche, von der

Pforte, sich zum Duodenum und der kleinen Magencurvatur begiebt und den Ductus choledochus und die zur Leber führenden Gefässe enthält (Omentum minus, das in das Ligamentum hepato-gastricum und hepato-duodenale zerfällt). (Fig. 213 *lhd* u. 217 *kn*.)

Das kleine Netz oder Omentum minus verliert bald seine ursprünglich sagittale Stellung und dehnt sich zu einer dünnen, von links nach rechts ausgespannten Membran (Figur 195 *kn*) dadurch aus, dass der Magen die früher beschriebene Drehung erleidet und in die linke Bauchhälfte rückt, während sich die Leber mehr in die rechte Bauchhöhle hinein entwickelt. In Folge der Bildung der Leber und des kleinen Netzes erfährt der durch die Drehung des Magens entstandene, grosse Netzbeutel noch einen Zuwachs, der als sein Vorraum (Atrium bursae omentalis) bezeichnet wird. Denn es gesellt sich zu ihm noch der Theil der Leibeshöhle, der hinter Leber und kleinem Netz gelegen ist, und der bekanntlich beim Erwachsenen nur noch einen engen, unter dem Ligamentum hepato-duodenale gelegenen Zugang (das Winslow'sche Loch) besitzt.

Ueber die Entwicklung des Kreuzbandes der Leber siehe einen späteren Abschnitt, der vom Zwerchfell handelt.

Was die Form- und Grössenverhältnisse, welche die Leber bis zur Geburt darbietet, betrifft, so sind hier zwei Punkte beachtenswerth. Erstens gewinnt frühzeitig die Leber eine ganz ausserordentliche Grösse; zweitens entwickelt sie sich mit ihren beiden Lappen Anfangs ganz symmetrisch. Im dritten Monat nimmt sie fast die ganze Leibeshöhle ein, reicht mit ihrem freien, scharfen Rand, an welchem sich zwischen beiden Lappen ein tiefer Einschnitt bemerkbar macht, bis nahe zur Leistengegend herab und lässt hier nur eine kleine Strecke frei, in welcher bei Eröffnung der Leibeshöhle Dünndarmschlingen zu sehen sind. Sie ist ein sehr blutgefässreiches Organ, da ein grosser Theil des vom Mutterkuchen zum Herzen zurückströmenden Blutes durch sie hindurchgeht. Zu dieser Zeit beginnt, wenn auch in einem geringen Grade, die Abscheidung von Galle. Dieselbe nimmt in der zweiten Hälfte der Schwangerschaft zu. In Folge dessen füllt sich der Darm nach und nach mit einer bräunlich-schwarzen Masse, dem Kindspech oder Meconium, an. Dasselbe ist ein Gemisch von Galle mit Schleim und abgelösten Epithelzellen des Darms, zu denen sich noch verschlucktes Amnionwasser mit Epidermisschüppchen und Hauthaaren hinzugesellt. Nach der Geburt ist das Kindspech im Dickdarm angehäuft, aus dem es dann bald nach aussen entleert wird.

In der zweiten Hälfte der Schwangerschaft wird das Wachsthum der beiden Leberlappen ein ungleichmässiges, und bleibt der linke an Grösse hinter dem rechten mehr und mehr zurück. Vor der Geburt ragt die Leber mit ihrem unteren Rande noch eine Strecke weit über die Rippenknorpel fast bis zum Nabel nach abwärts. Nach der Geburt verliert sie rasch an Grösse und Gewicht in Folge des durch den Athmungsprocess veränderten Blutkreislaufs. Denn es fällt jetzt der Blutstrom weg, der sich während des embryonalen Lebens von der Nabelvene in die Leber abgezweigt hat. Zur Zeit des postembryonalen Wachsthums vergrössert sich auch die Leber noch weiter, aber weniger als der Körper im Ganzen genommen, so dass ihr relatives Gewicht eine stetige Abnahme erfährt.

2) Die Bauchspeicheldrüse. (Pancreas.)

Die Entwicklung der Bauchspeicheldrüse ist in der letzten Zeit der Gegenstand sehr zahlreicher Untersuchungen gewesen, welche für alle Wirbelthierclassen ein im Ganzen übereinstimmendes Ergebniss geliefert haben. Wie Göppert, Stöhr, Laguesse und Kupffer für die Fische, Göppert für die Amphibien, Felix für die Vögel, Stoss, Hamburger und Jankelowitsch für die Säugethiere und den Menschen nachgewiesen haben, entsteht der Drüsenkörper mit seinen Ausführgängen aus drei selbständigen Anlagen, nämlich aus drei Ausstülpungen des Darmdrüsenblattes, von denen eine aus der dorsalen Wand, die zwei anderen aus der ventralen Wand des Duodenum hervorwachsen. Die drei Schläuche dringen in das dorsale Mesenterium hinein, wo sie hohle, sich verästelnde Seitensprosse abgeben. (Fig. 213, 217.)

Im Einzelnen ist noch Folgendes für die Säugethiere zu bemerken: Die Ausstülpung aus der dorsalen Wand des primitiven Duodenum entsteht bei 4 mm langen Schafsembryonen; sie bleibt mit ihrem Ursprungsort beim weiteren Wachsthum in Verbindung durch einen Ausführgang, der dem Ductus Santorini entspricht. Etwas später (bei 4,5 mm langen Embryonen) treten auch noch an der ventralen Seite des Duodenum oberhalb der Leberanlage und links und rechts von ihr zwei Ausstülpungen auf, die ventralen Pancreasanlagen. Sie lösen sich vom Darm ab bis auf einen Gang, der zum Ductus Wirsungianus wird. Durch eine Drehung des Duodenum um seine Längsachse kommen ventrale und dorsale Pancreasanlagen näher an einander zu liegen und verschmelzen zu einem einzigen Drüsenkörper. Dabei kommen auch Verbindungen zwischen ihrem ventralen und dorsalen Ausführungsgang, dem Ductus Wirsungianus und Ductus Santorini, zu Stande. Aus diesem primitiven Zustande erklären sich drei verschiedene Combinationen in der definitiven Anordnung der Ausführgänge des Pancreas.

1) Es erhalten sich die doppelten Ausführgänge der dorsalen und der ventralen Anlage (Pferd und Hund).

2) Der dorsale Ausführgang bildet sich zurück, und das Secret des dorsal entstandenen Drüsengewebes wird durch die oben erwähnten Anastomosen in den ventralen Gang geführt. Dieser Zustand findet sich beim Schaf und gewöhnlich auch beim Menschen. Nur ausnahmsweise erhält sich bei diesem neben dem Ductus Wirsungianus noch ein Nebenausführgang, der Ductus Santorini.

3) Der ventrale Ausführgang ist zurückgebildet (Rind und Schwein). Das Pancreas mündet getrennt und entfernt vom Ductus choledochus in das Duodenum ein.

Aus den mitgetheilten, entwicklungsgeschichtlichen Thatsachen wird es auch verständlich, dass das Pancreas, obwohl es zum grössten Theil aus der dorsalen Wand des Duodenum entstanden ist, trotzdem ventralwärts und gemeinsam mit dem Ductus choledochus vermittelst des Ductus Wirsungianus auf der Vater'schen Papille ausmündet.

In ähnlicher Weise wie bei den Säugethieren entwickelt sich auch das Pancreas bei den Fischen, den Amphibien und Vögeln. Beim Hühnchen (Fig. 215) ist die dorsale Anlage schon am vierten Tage der Bebrütung nachweisbar. Bei den Urodelen bleiben die doppelten Ausführgänge erhalten, während bei den Anuren der dorsale Ausführgang rückgebildet wird.

Mit den Angaben von Stoss stimmen ferner die Untersuchungsergebnisse überein, die Hamburger bei menschlichen Embryonen erhalten hat. Bei einem fünfwöchentlichen Embryo fand er ausser einer grossen, dorsalen Pancreasanlage noch ein kleines, ventrales Pancreas, das mit dem Ductus choledochus zusammen in den Zwölffingerdarm einmündet (Fig. 218 *A*). Bei einem Embryo von 6 Wochen hatten sich beide Anlagen mit einander vereinigt (Fig. 218 *B*). (Siehe auch Fig. 191 und 192.)

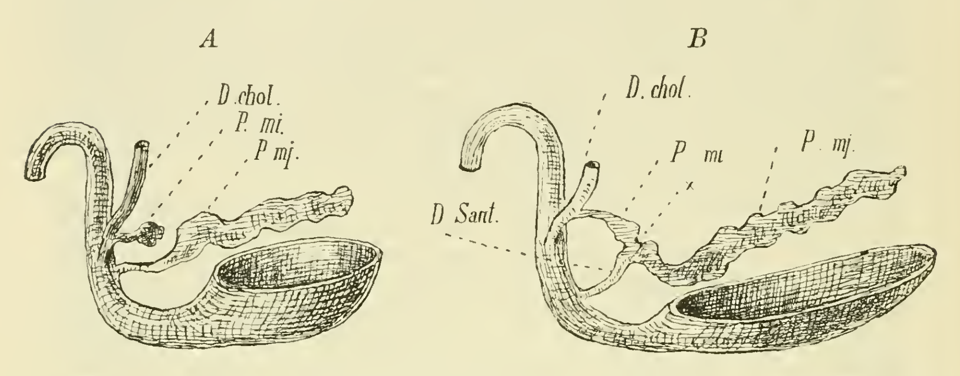


Fig. 218. **Reconstruction des Duodenum mit Pancreasanlagen** nach Hamburger.

A **eines fünfwöchentlichen,** *B* **eines sechswöchentlichen Embryo.**

D.chol. Ductus choledochus. *P.mi.* kleine Pancreasanlage. *P.mj.* grosse Pancreasanlage. *D.Sant.* Ductus Santorini. *x* Verschmelzung beider Pancreasanlagen.

Es wird dadurch ein kleiner, länglicher Drüsenkörper gebildet, (Fig. 218 *B* u. 193 *p*), welcher mit seinem dem Ursprung abgewandten Ende nach oben in das Mesogastrium hinein gedrungen und so mitten zwischen der grossen Magencurvatur und der Wirbelsäule frei beweglich gelagert ist. In Folge dessen muss das Pancreas die Lageveränderungen mit durchmachen, welche der Magen mit seinem Gekröse erfährt. Bei sechswöchentlichen Embryonen fällt seine Längsachse noch nahezu mit der Längsachse des Körpers zusammen. Dann erfährt es allmählich eine Drehung (Fig. 195), durch welche sein Endtheil in die linke Körperhälfte rückt, bis schliesslich die Längsachse des Organs in die Querachse des Körpers wie beim Erwachsenen zu liegen kommt. Hier bettet sich der Kopf in die hufeisenförmige Windung des Duodenum ein, während das Schwanzende bis zur Milz und linken Niere reicht.

Da die Bauchspeicheldrüse sich in das Mesogastrium hinein entwickelt hat (Fig. 193, 195, 217), besitzt sie in der ersten Hälfte des Embryonallebens, wie Toldt gezeigt hat, ein Gekröse, an welchem sie die oben beschriebene Drehung durchmacht. Das Gekröse geht aber schon vom fünften Monat an verloren. (Vergleiche Schema 196 *A* u. *B*, *p*.) Denn sowie die Drüse ihre Querstellung eingenommen hat, legt sie sich der hinteren Rumpfwand fest an und verliert alsbald ihre freie Beweglichkeit, indem ihr Bauchfellüberzug und ihr Gekröse mit dem anliegenden Theil des Bauchfells fest verlöthen. (Fig. 196 *B*, *gn* 4.) Auf diese Weise ist beim Menschen das Pancreas, welches sich als ein intraperitoneales Organ, gleich der Leber, entwickelt hat, durch einen Verschmelzungsprocess der sich berührenden, serösen Flächen zu einem

sogenannten extraperitoneal gelegenen Organ geworden. Auch ist hierdurch der Ansatz des Mesogastriums von der Wirbelsäule weiter nach links verlegt worden.

Zusammenfassung.

A. Oeffnungen des Darmcanals.

1) Die ursprünglich vom Einstülpungsprocess des inneren Keimblattes herrührende Oeffnung des Darmcanals, der Urmund, schliesst sich vollständig bis auf zwei Stellen, den Canalis neurentericus und den After.

2) Der Canalis neurentericus stellt am hinteren Ende des Embryo eine Zeit lang eine Verbindung zwischen Nervenrohr und Urdarm her; er schwindet später gleichfalls durch Verwachsung seiner Wandungen.

3) Der After ist ein Rest des Urmunds. Er leitet sich her aus einer kleinen Strecke desselben, die noch etwas weiter nach hinten vom Canalis neurentericus gelegen ist. (Aftergrube, Aftermembran.)

4) Das Darmrohr erhält neue Oeffnungen nach aussen (Schlundspalten und Mund) dadurch, dass seine Wandungen an einzelnen Stellen mit der Rumpfwand verschmelzen, dass darauf die Verschmelzungsstellen sich verdünnen und einreissen.

5) Die Schlundspalten entstehen zu beiden Seiten der späteren Halsgegend des Rumpfes, meist 5 bis 6 Paar bei niederen Wirbelthieren, 4 Paar bei Vögeln, Säugethieren und beim Menschen. (Bildung äusserer und innerer Schlundfurchen; Einreissen der Verschlussplatte.)

6) Bei wasserbewohnenden Wirbelthieren dienen die Schlundspalten zur Kiemenathmung (Entwicklung von Kiemenblättchen durch Faltenbildung des Schleimhautüberzugs); bei Reptilien, Vögeln, Säugethieren schliessen sie sich wieder und verschwinden mit Ausnahme des oberen Theils der ersten Spalte, welche bei der Entwicklung des Gehörorgans eine Verwendung findet (äusseres Ohr, Paukenhöhle, Eustachische Röhre).

7) Der Mund entwickelt sich am embryonalen Kopfende durch eine unpaare Einstülpung der Epidermis, welche der blind geschlossenen Kopfdarmhöhle als Mundbucht entgegenwächst, und durch Einreissen der beide Höhlen trennenden, primitiven Rachenhaut. (Primitives Gaumensegel.)

8) Der sich vom After bis zum hinteren Körperende (Schwanztheil des Rumpfes) fortsetzende, postanale Darm oder der Schwanzdarm verkümmert später und verschwindet vollständig, so dass dann der After das Ende, wie der Mund den Anfang des Darms bezeichnet.

B. Sonderung des Darmrohrs und seines Gekröses in einzelne Abschnitte.

1) Der Darm ist ursprünglich ein vom Mund zum After gerade verlaufendes Rohr, an welchem etwa in seiner Mitte der Dottersack (Nabelbläschen) durch den Dottergang (Darmstiel) befestigt ist.

2) Der Darm ist erstens durch ein dünnes, dorsales Gekröse (Mesenterium) mit der Wirbelsäule seiner ganzen Länge nach verbunden und hängt zweitens auch noch mit der vorderen Rumpfwand

bis zur Nabelgegend durch ein vorderes Darmgekröse zusammen (Mesocardium anterius und posterius, vorderes Magen- und Duodenalgekröse, Vorleber).

3) In einiger Entfernung hinter den Schlundspalten entsteht durch eine spindelförmige Erweiterung des Darmrohrs der Magen, dessen dorsales Gekröse als Mesogastrium bezeichnet wird.

4) Der auf den Magen folgende Abschnitt wächst stärker als der Rumpf in die Länge und bildet daher in der Leibeshöhle eine Schleife mit einem oberen absteigenden, engeren Schenkel, der zum Dünndarm wird, und einem unteren aufsteigenden, weiteren Schenkel, der den Dickdarm liefert.

5) Der Magen nimmt Sackform an und dreht sich so, dass seine Längsachse mit der Querachse des Rumpfes zusammenfällt, und dass die ursprünglich nach hinten gelegene Ansatzlinie des Mesogastrium oder seine grosse Curvatur nach unten oder caudalwärts zu liegen kommt.

6) Die Darmschleife erfährt eine Drehung in der Weise, dass sich ihr unterer, aufsteigender Schenkel (Dickdarmtheil) über den oberen, absteigenden Schenkel (Dünndarmtheil) von links nach rechts herüberlegt und ihn nahe an seinem Ursprung aus dem Magen kreuzt.

7) Aus der Drehung der Darmschleife erklärt sich, warum beim Erwachsenen das Duodenum beim Uebergang in das Jejunum unter dem Colon transversum und seinem Mesocolon hindurchtritt. (Kreuzender und gekreuzter Darmtheil.)

8) Der untere Schenkel der Schleife nimmt während und nach der Drehung und Kreuzung mit dem oberen Schenkel die Form eines Hufeisens an und lässt dann Blinddarm, Colon ascendens, C. transversum und C. descendens unterscheiden.

9) In dem vom Hufeisen begrenzten Raum faltet sich der obere Schleifenschenkel zu den Dünndarmschlingen ein.

10) Das ursprünglich dem ganzen Darmrohr gemeinsame und gleichartige Gekröse sondert sich in verschiedene Abschnitte, indem es sich den Faltenbildungen und Verlagerungen des Darmrohrs anpasst, in die Länge ausgezogen wird, hie und da mit dem Bauchfell der Leibeshöhle Verwachsungen eingeht, durch welche es theils neue Ursprungspunkte gewinnt, theils streckenweise vollständig schwindet, wodurch einzelne Darmstücke ihres Gekröses beraubt werden.

11) Mit der Bauchwand verwächst das Gekröse vom Duodenum, zum Teil auch vom Colon ascendens und descendens (extraperitoneal gelegene Darmtheile).

12) Eine neue, von links nach rechts verlaufende Ursprungslinie gewinnt das Gekröse des Colon transversum und sondert sich als Mesocolon von dem gemeinsamen Darmgekröse ab.

13) Das Mesogastrium des Magens folgt den Drehungen desselben und wird zum grossen Netzbeutel umgestaltet, der von der grossen Magencurvatur über alle Eingeweide herüberwächst.

14) Am Netzbeutel finden Verwachsungen mit angrenzenden serösen Membranen statt: 1) an der hinteren Rumpfwand, in Folge dessen die Ursprungslinie von der Wirbelsäule mehr auf die linke Körperhälfte verlegt wird, 2) mit dem Mesocolon und Colon transversum, 3) an dem über die Gedärme gewucherten Theil des Beutels, dessen vordere und hintere Wand sich fest zusammenlegen und zu einer Netzplatte verschmelzen.

C. Entwicklung besonderer Organe aus den Wandungen des Darmrohrs.

1) Die Oberfläche des Darmrohrs vergrössert sich durch Falten und Zotten nach innen und durch drüsige Ausstülpungen nach aussen.

2) Als Organe der Mundhöhle entwickeln sich die Zunge, die Speicheldrüsen und die Zähne.

3) Die Zähne, welche bei den höheren Wirbelthieren nur den Eingang in die Mundöffnung begrenzen, finden sich bei niederen Wirbelthieren (Selachiern etc.) über die ganze Mund- und Schlundhöhle und sogar als Hautzähne über die gesammte Oberfläche des Körpers verbreitet.

4) Die Hautzähne sind in eigenartiger Weise verknöcherte Hautpapillen, an deren Entwicklung sich sowohl die oberflächlichste Schicht der Lederhaut, als auch die sie überziehende, tiefste Zellenlage der Oberhaut betheiligt.

a) Die Lederhaut liefert die zellenreiche Zahnpapille, welche auf ihrer Oberfläche, an der sich eine Lage von Odontoblasten bildet, das Zahnbein abscheidet.

b) Die Oberhaut liefert eine Schicht hoher Cylinderzellen, die Schmelzmembran, welche die Zahnbeinkappe mit einer dünnen Schmelzlage überzieht.

c) Die Basis der Zahnbeinkappe erhält eine bessere Befestigung in der Lederhaut, indem diese in der Umgebung verknöchert und das Cement liefert.

5) An den Kieferrändern senkt sich die zahnbildende Schleimhautstrecke in die Tiefe; es entwickelt sich zuerst durch Wucherung des Epithels eine Zahnleiste, an der die Kieferzähne in derselben Weise entstehen, wie die Hautzähne an der Oberfläche des Körpers.

6) Die Entwicklung eines Zahnes erfolgt an der Leiste in der Weise, dass das Epithel an einer Stelle stärker wuchert, und dass in den gewucherten Theil oder in das Schmelzorgan eine Papille vom bindegewebigen Theil der Schleimhaut hineinwächst. Die Zahnpapille scheidet das Zahnbein, das Schmelzorgan aber scheidet unter Entwicklung einer Schmelzmembran den Schmelz ab; zuletzt verknöchert das bindegewebige Zahnsäckchen und liefert das Cement.

7) Hinter den Milchzähnen bilden sich bei den Säugethieren und beim Menschen frühzeitig die Anlagen von Ersatzzähnen am Grunde der Zahnleiste aus.

8) Aus dem Epithel des Schlunddarms entwickeln sich Thymus, Schilddrüse, Nebenschilddrüsen und Lungen.

9) Die Thymus entsteht durch Verdickung und eigenthümliche Umbildung des Epithels von mehreren Paaren (Selachier, Teleostier, Amphibien, Reptilien) oder nur von einem Paar Schlundspalten.

a) Bei Selachiern und Teleostiern wuchert das Epithel an den dorsalen Enden aller Schlundspalten und wird von Bindegewebe mit Gefässen durchwachsen.

b) Bei den Säugethieren und beim Menschen bildet sich aus dem dritten Schlundspaltenpaar ein Paar epithelialer Thymusschläuche, welche seitliche Knospen treiben und sich in eigenthümlicher Weise histologisch umwandeln.

c) Beim Menschen verbinden sich die beiden Thymusschläuche in der Medianebene zu einem unpaaren Körper, der in den ersten Jahren nach der Geburt sich zurückzubilden beginnt.

10) Die Schilddrüse ist ein unpaares Organ, entstanden in der Gegend des Zungenbeinkörpers durch eine entweder hohle oder solide Ausstülpung des Epithels am Boden der Rachenhöhle.

a) Der Epithelzapfen löst sich von seinem Mutterboden ab und treibt seitliche Zapfen.

b) Die Epithelstränge werden auf einem späteren Stadium in kleine Epithelkugeln oder Follikel zerlegt, die in ihrem Innern Colloidmassen ausscheiden und zu allseitig geschlossenen, von blutgefässreichen Bindegewebskapseln eingehüllten Drüsenbläschen werden.

11) Die Nebenschilddrüsen sind paarig und stammen von Ausstülpungen des Epithels der letzten Schlundspalte ab, welche ähnliche Umwandlungen wie die unpaare Schilddrüse eingehen.

12) Die Nebenschilddrüsen erhalten sich bei den meisten Wirbelthieren von der unpaaren Schilddrüse durch einen grösseren (Reptilien) oder kleineren Zwischenraum (Vögel) getrennt, während sie bei den Säugethieren mit ihr zu verschmelzen und e i n e n Körper zu bilden scheinen.

13) Die Lunge entwickelt sich hinter der unpaaren Schilddrüsenanlage aus dem Boden des Schlunddarms.

a) Eine rinnenförmige Ausbuchtung, die sich bis auf ihr vorderes Ende, den Kehlkopfeingang, vom Schlunddarm abschnürt, wird zu Kehlkopf und Luftröhre.

b) Vom hinteren Ende der Rinne wachsen zwei Schläuche hervor, die sich an ihrem Ende blasenförmig ausweiten und die Anlagen des linken und des rechten Bronchus mit dem linken und dem rechten Lungenflügel sind.

c) Frühzeitig bildet sich zwischen rechter und linker Lunge die Asymmetrie ihrer Lappen aus, indem der rechte Schlauch sich mit drei bläschenartigen Seitenknospen, den Anlagen der drei Lappen, bedeckt, während der linke Schlauch nur zwei Knospen treibt.

d) Die weitere Entwicklung der Lungen lässt zwei Stadien unterscheiden, von denen das erste eine grosse Uebereinstimmung mit der Entwicklung einer acinösen Drüse zeigt. Im ersten Stadium vermehren sich die primitiven Lungenbläschen durch Einschnürung und sondern sich dabei in einen engeren, zuführenden Theil, die Bronchialröhre, und in einen weiteren, blasenartigen Endabschnitt. Im zweiten Stadium bilden sich die Luftzellen oder Lungenalveolen.

14) Am eigentlichen Darmcanal, und zwar am Duodenum, legen sich nur zwei grössere Drüsen, Leber und Pancreas, an.

15) Die Leber entwickelt sich als eine netzförmig verzweigte, tubulöse Drüse.

a) Aus dem Duodenum wachsen zwei Leberschläuche in das ventrale Darmgekröse (Vorleber) hinein, die Anlagen des linken und des rechten Leberlappens.

b) Die Schläuche treiben hohle oder solide Seitenäste, die Lebercylinder, die sich zu einem Netzwerk verbinden und theils zu Gallengängen, theils zu dem secretorischen Leberparenchym mit den Gallencapillaren werden.

c) Der Ductus choledochus entsteht durch Ausbuchtung der die beiden Leberschläuche aufnehmenden Wand des Duodenum. Der rechte primitive Leberschlauch treibt an einer Stelle eine Ausstülpung, die zur Gallenblase wird.

16) Von dem ventralen Darmgekröse, in welches die Leberschläuche hineinwachsen, leitet sich der seröse Ueberzug und ein Theil des Bandapparates der Leber her, nämlich das kleine Netz (Ligamentum hepatogastricum und hepato-duodenale) und das Ligamentum suspensorium hepatis.

17) Die Bauchspeicheldrüse wächst vom Duodenum in das dorsale Darmgekröse und in das Mesogastrium hinein.

18) Das Mesenterium, welches ursprünglich die Bauchspeicheldrüse besitzt, geht später verloren, indem es mit der hinteren Rumpfwand verschmilzt, wobei in Folge der Drehung des Magens die Längsachse der Drüse in die Querachse des Körpers zu liegen kommt.

Literatur.

Afanassiew. *Weitere Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Thymus und der Winterschlafdrüse der Säugethiere. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XIV. 1877.*

Antipa. *Ueber die Beziehungen der Thymus zu den sogenannten Kiemenspaltorganen bei Selachiern. Anatomischer Anzeiger 1892.*

van Bemmelen. *Die Visceraltaschen und Aortenbogen bei Reptilien und Vögeln. Zool. Anzeiger Nr. 231. 232. 1886.*

Derselbe. Ueber die Suprapericardialkörper. Anatom. Anzeiger. Jahrg. IV. 1889. Nr. 13.

Derselbe. Die Halsgegend der Reptilien. Zoologischer Anzeiger. Jahrg. X. Nr. 244. 1887.

Bonnet. *Ueber die Entwicklung der Allantois und die Bildung des Afters bei den Wiederkäuern und über die Bedeutung der Primitivrinne und des Primitivstreifs bei den Embryonen der Säugethiere. Anatomischer Anzeiger 1888.*

G. Born. *Ueber die Derivate der embryonalen Schlundbogen und Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XXII.*

Braun. *Entwicklungsvorgänge am Schwanzende bei Säugethieren. Archiv f. Anat. u. Physiol. 1882.*

J. C. Chievitz. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Speicheldrüsen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1885.*

Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Die Thyreoidea bei Petromyzon, Amphioxus und Tunicaten. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel. Bd. VI. 1886.*

Derselbe. Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. Nr. 12. Thyreoidea u. Hypobranchialrinne etc. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII. 1887.

von Erlanger. *Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Zool. Jahrb. Bd. IV. 1890.*

Derselbe. Zur Blastoporusfrage bei den anuren Amphibien. Anatom. Anzeiger. Jahrg. VI. 1891.

Dubois. *Zur Morphologie des Larynx. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. I. Nr. 7 u. 9. 1886.*

Endres. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie des Darmes, des Darmgekröses u. der Bauchspeicheldrüse. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XL. 1892.*

Felix, W. *Zur Leber- und Pancreasentwicklung. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anatom. Abth. 1892.*

Fischelis. *Beiträge zur Kenntniss der Entwicklungsgeschichte der Gl. thyreoidea u. Gl. thymus. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXV.*

Fol. *Ueber die Schleimdrüse oder den Endostyl der Tunicaten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. I.*

Franklin Mall. *Entwicklung der Branchialbogen u. Spalten des Hühnchens. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1887.*

Gasser. *Die Entstehung der Cloakenöffnung bei Hühnerembryonen. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgesch. Jahrg. 1880.*

Gegenbaur. *Die Epiglottis. Leipzig 1892.*

Giacomini. *Sul canale neurenterico e sul canale anale nelle vesicole blastodermiche di coniglio. Torino 1888.*

E. Göppert. *Die Entwicklung und das spätere Verhalten des Pancreas der Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XVII.*

Derselbe. Die Entwickl. des Pancreas der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. XX. 1893.

Götte. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Darmcanals im Hühnchen. Tübingen 1867.*

Derselbe. Abhandl. zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. Heft 5. 1890.

Hamburger. *Zur Entwicklung der Bauchspeicheldrüse des Menschen. Anatom. Anzeiger. 1892.*

Hannover. *Ueber die Entwicklung und den Bau des Säugethierzahns. Nova acta academ. Caes. Leop. Natur. curiosorum. Breslau und Bonn 1856. Bd. XXV. Abtheil. 2.*

Oscar Hertwig. *Ueber Bau und Entwicklung der Placoidschuppen und der Zähne der Selachier. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. 1874.*

Derselbe. Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. Supplement 1874.

Derselbe. Urmund und Spina bifida. Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd. XXXIX. 1892.

Hintze. *Ueber die Entwicklung der Zungenpapillen beim Menschen. Diss. Strassburg 1890.*

Wilhelm His. *Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1881.*

Derselbe. Ueber den Sinus praecervicalis und über die Thymusanlage. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1886.

Derselbe. Zur Bildungsgeschichte der Lungen beim menschlichen Embryo. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1887.

Derselbe. Schlundspalten u. Thymusanlagen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. Jahrg. 1889.

Derselbe. Der Tractus thyreoglossus u. seine Beziehungen zum Zungenbein. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1891.

M. Jacoby. *Studien zur Entwicklungsgeschichte der Halsorgane der Säugethiere u. des Menschen. Dissert. Berlin 1895. (Gibt eine vollständige u. kritische Literaturübersicht.)*

Derselbe. Ueber die mediane Schilddrüsenanlage bei Säugern. Anatom. Anzeiger. X.

H. Kadyi. *Ueber accessorische Schilddrüsenläppchen in der Zungenbeingegend. (Gland. praehyoides et suprahyoides). Arch. f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abtheil. 1879.*

Kastschenko. *Das Schicksal der embryonalen Schlundspalten bei Säugethieren. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXX.*

Derselbe. Das Schlundspaltengebiet des Hühnchens. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1887.

Keibel. *Die Entwicklungsvorgänge am hinteren Ende des Meerschweinchenembryos. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1888.*

Derselbe. Ueber den Schwanz des menschlichen Embryo. Arch. f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1891.

Klaatsch. *Zur Morphologie d. Mesenterialbildungen am Darmcanal d. Wirbelthiere. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XVIII.*

v. Kölliker. *Die Entwicklung des Zahnsäckchens der Wiederkäuer. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XII. 1863.*

J. Kollmann. *Entwicklung der Milch- u. Ersatzzähne beim Menschen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XX. 1870.*

C. Kupffer. *Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere. Sitzungsber. d. Gesellschaft für Morphologie und Physiologie zu München. 1887.*

Laguesse. *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journal de l'anatomie et de la physiologie. T. XXVI. 1890.*

Derselbe. Structure et développement du pancréas d'après les travaux récents. Journal de l'anat. et de physiol. Année 30.

Liessner. *Ein Beitrag zur Kenntniss der Kiemenspalten und ihrer Anlagen bei amnioten Wirbelthieren. Morph. Jahrb. Bd. XIII.*

Mall. *The branchial clefts of the dog, with special reference to the origin of the thymus gland. Studies from the Biolog. Laboratory of John Hopkins University. Vol. IV.*

Maurer. *Schilddrüse und Thymus der Teleostier. Morphologisches Jahrbuch. Band XI.*

Derselbe. Die erste Anlage der Milz u. das erste Auftreten von lymphatischen Zellen bei Amphibien. Morph. Jahrb. Bd. XVI.

Merten. *Historisches über die Entdeckung der Glandula suprahyoidea. Archiv für Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1879.*

Pierre de Meuron. *Recherches sur le développement du thymus et de la glande thyroide. Dissertation. Genève 1886.*

Johannes Müller. *Ueber den Ursprung der Netze und ihr Verhältniss zum Peritonealsacke beim Menschen, aus anatomischen Untersuchungen an Embryonen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1830.*

W. Müller. *Ueber die Entwicklung der Schilddrüse. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI. 1871.*

Derselbe. Die Hypobranchialrinne der Tunicaten. Jenaische Zeitschr. Bd. VII. 1872.

Ostroumoff. *Ueber den Blastoporus und den Schwanzdarm bei Eidechsen und Selachiern. Zoolog. Anzeiger. 1889.*

R. Owen. *Odontography. London 1840—1845.*

Perenyi. *Blastoporus bei den Fröschen. Berichte d. Akad. der Wissensch. zu Budapest. Bd. V., S. 254—58.*

Piersol. *Ueber die Entwicklung der embryonalen Schlundspalten u. ihrer Derivate. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. XLVII. 1888.*

Prenant. *Annotations sur le développement du tube digestif chez les mammifères. Journal de l'anat. et de la phys. par Pouchet et Duval. 1891.*

Derselbe. Contribution à l'étude du développement organique et histologique du thymus, de la glande thyroide et de la glande carotidienne. La cellule. Publié par Carnoy etc. T. 10.

Karl Rabl. *Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anat. Anzeiger. Jahrg. II. No. 8. 1887.*

Derselbe. Zur Bildungsgeschichte des Halses. Prager medicinische Wochenschrift. 1886. Nr. 52 und 1887. Nr. 1.

Robin *et* **Magitot.** *Journal de la physiologie. Tome III u. IV. 1860. 1861.*

Röse. *Ueber die Entwicklung der Zähne des Menschen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVIII.*

Derselbe. Ueber die Zahnentwicklung der Krokodile. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. 1892.

Schanz. *Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissenschaft. Bd. XXI.*

D. Schwarz. *Untersuchungen des Schwanzendes bei den Embryonen der Wirbelthiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLVIII.*

Seessel. *Zur Entwicklungsgeschichte des Vorderdarms. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Jahrgang 1877.*

Graf Spee. *Ueber die ersten Vorgänge der Ablagerung des Zahnschmelzes. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. II. Nr. 4. 1887.*

Stieda. *Einiges über Bau und Entwicklung der Säugethierlungen. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XXX. Suppl.*

Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der Glandula thymus, Glandula thyreoidea und Glandula carotica. Leipzig 1881.

Stöhr. *Die Entwicklung des adenoiden Gewebes, der Zungenbälge und der Mandeln des Menschen. Festschrift zur Feier des 50-jährigen Doctorjubil. der Herren v. Nägeli und v. Kölliker. 1891.*

Derselbe. Die Entwicklung von Leber u. Pancreas der Forelle. Anat. Anzeiger. 1893.

Ant. Stoss. *Untersuchungen über die Entwicklung der Verdauungsorgane, vorgenommen an Schafsembryonen. Diss. 1892.*

H. Strahl. *Zur Bildung der Cloake des Kaninchenembryo. Archiv f. Anatomie u. Physiol. Anat. Abth. 1886.*

Toldt *u.* **Zuckerkandl.** *Ueber die Form- und Texturveränderungen der menschlichen Leber während des Wachsthums. Wiener Sitzungsberichte. Math.-naturw. Abtheil. Bd. LXXII. Jahrgang 1875.*

C. Toldt. *Bau- und Wachsthumsveränderungen der Gekröse des menschl. Darmcanales. Denkschriften der Math.-naturw. Classe der Kais. Akad. d. Wissenschaften zu Wien. 1879.*

Derselbe. Die Entwicklung und Ausbildung der Drüsen des Magens. Sitzungsber. der Kais. Akad. d. Wissensch. III. Abth. Bd. LXXXII. 1880.

Derselbe. Die Darmgekröse u. Netze. Denkschriften der Math.-naturw. Classe der Kais. Akad. d. Wissensch. Bd. LVI. 1889.

Charles Tomes. *Manual of dental anatomy human and comparative. Uebersetzt von Holländer. Berlin 1877.*

N. Uskow. *Bemerkungen zur Entwicklungsgeschichte der Leber u. der Lungen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXII. 1883.*

Hans Virchow. *Das Dotterorgan der Wirbelthiere. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. LIII.*

Waldeyer. *Bau und Entwicklung der Zähne. Stricker's Handbuch der Lehre von den Geweben. Leipzig 1871.*

Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der Zähne. Danzig 1864.

Wilder. *Studies in the phylogenesis of the larynx. Anatomischer Anzeiger. 1892.*

Wlassow. *Zur Entwicklung des Pancreas beim Schwein. Morpholog. Arbeiten. Bd. IV.*

Anton Wölfler. *Ueber die Entwicklung und den Bau der Schilddrüse. Berlin 1880.*

Caspar Friedr. Wolff. *Ueber die Bildung des Darmcanals im bebrüteten Hühnchen. Uebersetzt von Fr. Meckel. Halle 1812.*

Fr. Ziegler. *Zur Kenntniss der Oberflächenbilder der Rana-Embryonen. Anat. Anzeiger. 1882. Nr. 7 u. 8.*

FÜNFZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des mittleren Keimblattes.

Willkürliche Muskulatur, Harn- und Geschlechtsorgane.

Zu den Bildungsproducten des Darmdrüsenblattes stehen die Organe, welche aus dem mittleren Keimblatt ihren Ursprung nehmen, in den nächsten genetischen Beziehungen. Denn wie schon im ersten Theil hervorgehoben wurde, entwickelt sich das mittlere Keimblatt durch einen Ausstülpungsprocess des inneren Keimblattes und ist daher gleich diesem eine Epithelmembran, die zur Begrenzung eines Hohlraumes dient. Ist es bei dieser Sachlage etwas Auffälliges, wenn man aus ihm ebenfalls Organe entstehen sieht, welche drüsiger Natur sind, welche vermittelst echter, epithelialer Drüsenzellen Excrete liefern?

In früheren Zeiten hat man an dieser Erscheinung grossen Anstoss genommen, weil man seit Remak das mittlere Keimblatt als ein nicht epitheliales Gebilde in einen Gegensatz zu den übrigen Keimblättern zu bringen bemüht war. Auch hat es nicht an Versuchen gefehlt, den vermeintlichen Widerspruch zu beseitigen, indem man bald in dieser, bald in jener Weise die in Frage stehenden, drüsigen Organe vom äusseren Keimblatt ableitete. Mit der Annahme der Coelomtheorie sind die theoretischen Bedenken dagegen, dass das mittlere Keimblatt Drüsen liefert, gegenstandslos geworden.

Aus dem mittleren Keimblatt, oder anders ausgedrückt: aus der epithelialen Wand der embryonalen Leibessäcke, entwickeln sich, abgesehen vom Mesenchym, über dessen Herkunft bereits im neunten Capitel ausführlich berichtet wurde, nur noch drei sehr verschiedenartige Producte: erstens die gesammte willkürliche Muskulatur, zweitens die Harn- und Geschlechtsorgane, drittens die Epithelüberzüge der grossen serösen Höhlen des Körpers.

I. Die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur.

Zum tieferen Verständniss des vorliegenden Capitels wird es wesentlich beitragen, wenn wir uns zuvor mit einigen allgemeinen, fundamentalen Thatsachen bekannt machen, zu welchen die vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere geführt hat.

In dem Stamm der Coelenteraten, welcher für die Entstehung der Gewebsformen so ausserordentlich lehrreich ist, sind die Muskelelemente nicht allein während ihrer Entwicklung, sondern auch beim ausgebildeten Thiere fast durchgängig Bestandtheile des Epithels. Sie werden daher auch in zutreffender Weise „Epithelmuskelzellen“ genannt. Das Charakteristische an ihnen besteht eben darin, dass sie einfache, bald cubische, bald cylindrische, bald fadenförmige Epithelzellen (Fig. 219) sind, welche mit ihrem einen Ende gewöhnlich die Oberfläche des Epithels erreichen und hier häufig mit Flimmerhaaren versehen sind, während sie mit

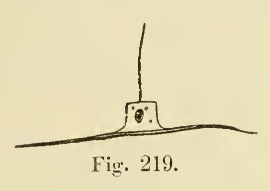


Fig. 219.

Fig. 219. **Epithelmuskelzelle aus der entodermalen Auskleidung der Tentakeln einer Actinie** (Sagartia parasitica). Nach O. und R. Hertwig. Aus Hatschek. Fig. 108.

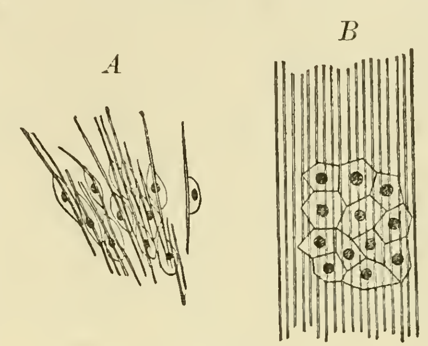


Fig. 220.

Fig. 220. *A* **Muskelepithel aus dem Entoderm einer Actinie**, die Zellen durch Maceration isolirt. Jede Zelle mit einer Fibrille versehen. *B* **Muskelepithel einer Meduse**, Die Fibrillen sind gemeinsames Product der Epithelzellen. Schematisch. Nach O. und R. Hertwig aus Hatsckek. Fig. 113 u. 114.

ihrem anderen, basalen Ende der Stützlamelle des Körpers aufliegen und an ihm eine oder mehrere, entweder glatte oder quergestreifte Muskelfibrillen ausgeschieden haben. Unter dem Epithel liegen in der Regel alle Muskelfibrillen parallel und dicht neben einander (Fig. 220) und verbinden sich so zu einer Muskellamelle, durch deren Thätigkeit Verkürzung oder Verlängerung des Körpers in einer Richtung hervorgerufen wird.

Die Fähigkeit, Muskelzellen zu entwickeln, kommt bei den Coelenteraten sowohl dem inneren als dem äusseren Keimblatt zu. In dem Stamm der Würmer ist dies schon nicht mehr der Fall. In denjenigen Abtheilungen, in denen sich durch Einfaltung des inneren Keimblattes eine Leibeshöhle (ein Enterocoel) anlegt, hat ihre parietale Wand — das ist die parietale Lamelle des mittleren Keimblatts — die Erzeugung der Rumpfmuskulatur ausschliesslich übernommen. Auch hier scheiden die Epithelzellen, zum Beispiel bei den Chaetognathen etc., an ihrem basalen, der Körperoberfläche zugekehrten Ende eine Lamelle von Muskelfibrillen aus, während sie mit dem anderen Ende die Leibeshöhle begrenzen. In ähnlicher Weise lässt sich bei den Wirbellosen überhaupt verfolgen, wie von den niederen zu den höheren Formen die Fähigkeit der Muskelbildung mit der fortschreitenden Differenzirung des Körpers immer mehr auf einen engeren, besonderen Bezirk der Epithelbekleidung des Körpers eingeschränkt wird.

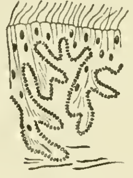
Am weitesten ist dieser Process der Einschränkung bei den Wirbelthieren gediehen. Bei ihnen wird die Rumpfmuskulatur nicht mehr

von der ganzen parietalen Lamelle des mittleren Keimblattes, sondern nur von einem kleinen, abgeschnürten Theil derselben, den Ursegmenten, geliefert. In Folge dessen breitet sich bei den Wirbelthieren die Muskulatur von einem kleinen Ursprungsgebiet aus, vertheilt sich zuerst im Rumpf und wächst von hier auch in die Extremitäten hinein.

In histiogenetischer Beziehung ist die einfachste Form der willkürlichen Muskulatur die unter dem Epithel ausgebreitete, von den Epithelzellen gebildete Muskellamelle. Von ihr leiten sich, wie das Studium der Coelenteraten und die Entstehungsgeschichte der Thiere lehrt, drei weitere Formen ab: 1) das Muskelblatt, 2) das Muskelkästchen und 3) das Muskelprimitivbündel. Bei ihrer Entstehung spielt wieder der Process der Faltenbildung eine Rolle, welche wir schon bei den verschiedensten Gelegenheiten als die Ursache für die Bildung der meisten Organe kennen gelernt haben.

Wenn einzelne Strecken einer Muskellamelle eine erhöhte Arbeitsleistung ausführen sollen, so kann dies nur durch Vermehrung der parallel neben einander gelagerten Fibrillen geschehen. Eine grössere Fibrillenzahl kann aber in einem umgrenzten Bezirk in einer zweifachen Weise untergebracht werden, entweder so, dass sie in mehreren Schichten über einander zu liegen kommen, oder so, dass, wenn die einfachere Lagerung neben einander beibehalten wird, die Muskellamelle sich einfaltet. Die Einfaltung kann bald in mehr unregelmässiger, bald in sehr regelmässiger Weise vor sich gehen.

Im ersteren Fall entstehen niedere und höhere Falten, welche ihrerseits wieder mit kleineren Nebenfalten bedeckt sein können, so dass man auf dem Querschnitt das Bild eines sich verzweigenden Baumes erhält (Fig. 221). Jede Falte besitzt in ihrer Mitte eine geringe Menge Stützsubstanz, auf deren Oberfläche die parallel angeordneten Muskelfibrillen aufliegen. Die Thäler zwischen den Falten füllt das Epithel aus, welches die Unregelmässigkeiten ausgleicht und nach aussen mit einer glatten Oberfläche abschliesst.


Fig. 221.

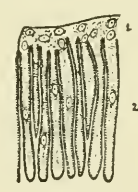


Fig. 222.

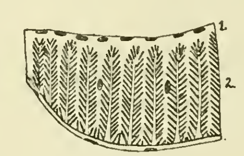


Fig. 223.

Fig. 221. **Faltung des Muskelepithels vom Entoderm einer Actinie,** nach Hertwig aus Hatschek.

Fig. 222. **Muskelepithel einer Meduse im Querschnitt** mit *1)* Deckschicht und *2)* gefalteter Muskelschicht.

Fig. 223. **Querschnitt durch die Längsmuskulatur von Sagitta.** (Nach Hertwig aus Hatschek.) *1.* Deckschicht, Epithel der Leibeshöhle. *2.* in Blätter gefaltete Muskellamelle, unterhalb derselben die Epidermis.

Im zweiten Fall (Fig. 222 u. Fig. 223) können sehr regelmässige und zuweilen ziemlich hohe Falten entstehen, die sich von der Grundlamelle, von der sie durch Abfaltung ihren Ursprung genommen haben, senkrecht erheben und den Blättern eines Buches vergleichbar dicht zusammengepresst sind. Die engen Zwischenräume zwischen ihnen

werden von den zugehörigen Zellen mit ihren Kernen, den Muskelkörperchen, eingenommen. Ueber den freien Rand der Blätter breitet sich noch eine Schicht von Deckepithel aus.

In den bisher beschriebenen Fällen bewahrt die willkürliche Muskulatur ihren Zusammenhang mit der Epithelschicht, von welcher sie abgeschieden worden ist, was sich bei den Coelenteraten als der gewöhnliche Befund darbietet. Bei anderen Wirbellosen löst sich dieser Zusammenhang. Die nach der freien Epitheloberfläche zugekehrten Ränder der Falten verwachsen untereinander. Dadurch werden die beiden Lagen von Muskelfibrillen, welche die einander zugewandten Oberflächen zweier benachbarter Blätter überziehen, zu einer in sich abgeschlossenen Einheit verbunden. Sie werden von der Stützsubstanz, welche als dünne Schicht den Muskelblättern zur Grundlage dient, ringsum eingeschlossen und dadurch von dem Zusammenhang mit der Epithelschicht abgelöst.

Zwei verschiedene Formen des Muskelgewebes kommen so zu Stande: das Muskelkästchen und das Muskelprimitivbündel. Muskelkästchen oder Bänder entstehen, wenn zwei nebeneinander gelagerte hohe Muskelblätter mit ihren freien Rändern verwachsen, wie der nebenstehende Querschnitt (Fig. 224) durch die Längsmuskulatur eines Regenwurms zeigt. Muskelprimitivbündel oder quer-

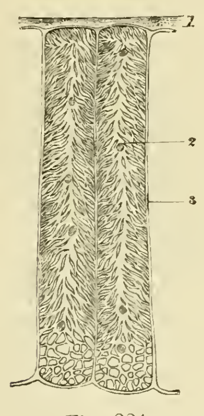


Fig. 224.

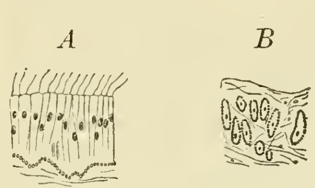


Fig. 225.

Fig. 224. **Längsmuskelschicht eines Regenwurms im Querschnitt.** *1.* Deckschicht (Peritonealepithel). *2.* Muskelkästchen mit rundlichen Zellkernen (Muskelkörperchen) zwischen den Muskelfibrillen. *3.* Bindegewebshülle der Muskelkästchen mit platten Zellkernen.

Fig. 225. **Durchschnitte durch das Muskelepithel vom Entoderm einer Actinie.** *A* Gering und unregelmässig ausgebildete Faltung. *B* Faltentheile haben sich zu Strängen oder Bündeln von Muskelfibrillen abgeschnürt und in die Stützsubstanz allseitig eingelagert.

gestreifte Muskelfasern dagegen werden gebildet, wenn die Faltungen der Lamelle mehr unregelmässig und niedrig bleiben (Fig. 225 *A*), die Faltentheile sich frühzeitig abschnüren und ihr aus Muskelkörperchen und Fibrillen bestehender Inhalt sich in die unter dem Epithel befindliche Stützsubstanz als ein runder Strang oder als Bündel einlagert (Fig. 225 *B*). Durch Wiederholung desselben Vorgangs, durch mehrfach sich erneuernde Faltenbildung und Abschnürung kann von einer Muskel erzeugenden Epithelstrecke aus ein immer dicker werdendes Lager über einander geschichteter Muskelprimitivbündel zu Stande kommen. Auch können die Muskelkästchen und Primitivbündel noch dadurch an Zahl vermehrt werden, dass sie durch Zunahme der Fibrillenmasse wachsen und sich dann der Länge nach durch Einschnürung in zwei Theile und so fort trennen.

Nach diesen die Histogenese des Muskelgewebes betreffenden Bemerkungen wird uns die Entwicklung der willkürlichen Muskulatur bei den Wirbelthieren in mehreren Punkten verständlicher werden.

Bei den Wirbelthieren stammt die gesammte, quergestreifte, willkürliche Muskulatur, abgesehen von einem Theil der Muskeln des Kopfes, von denjenigen Theilen des mittleren Keimblattes ab, welche sich als Ursegmente abgesondert und mit ihrem Auftreten die erste primitive und wichtigste Segmentirung des Wirbelthierleibes bewirkt haben. Die Segmentirung betrifft, wie schon früher hervorgehoben wurde, sowohl den Rumpf als auch den Kopf, so dass Rumpf- und Kopfsegmente unterschieden werden müssen. Da letztere sich in mehrfacher Hinsicht in ihrer Entstehung und Umbildung vor ersteren auszeichnen, ist eine getrennte Darstellung beider am Platze. Ich beginne mit der Umbildungsgeschichte der Ursegmente des Rumpfes und bespreche dieselbe zuerst bei dem Amphioxus und den Cyclostomen, welche uns die einfachsten und am leichtesten zu deutenden Befunde liefern, darauf bei den Amphibien und schliesslich bei den höheren Wirbelthieren.

A. Ursegmente des Rumpfes.

Beim Amphioxus sind die Ursegmente (Fig. 129 *ush*) mit einem grösseren Hohlraum versehene Säckchen, deren Wand aus einer einfachen Lage von Epithelzellen besteht. Die Zellen entwickeln sich in einer doppelten Weise weiter, deren genauere Kenntniss wir den Untersuchungen von Hatschek verdanken. Nur die an die Chorda (*ch*) und das Nervenrohr (*n*) angrenzenden Zellen (Fig. 226) sind bestimmt, Muskelfasern zu bilden; sie vergrössern sich bedeutend, springen weit in die Ursegmenthöhle vor und nehmen die Form von Platten an, die parallel neben einander liegen und mit einer Kante, die ich als ihre Basis bezeichnen will, senkrecht auf die Oberfläche der Chorda und parallel zur Längsachse des Körpers gestellt sind. Sehr frühzeitig (auf dem Stadium mit 10 Ursegmenten) beginnen die Zellplatten an ihrer Basis feine, quergestreifte Muskelfibrillen auszuscheiden, mit welchen die Embryonen schon schwache Zuckungen ausführen können. Indem nun immer neue Fibrillen zu den an der Chordaoberfläche gebildeten hinzugefügt werden, und indem die Abscheidung jetzt auch an beiden Flächen der sich berührenden Zellplatten geschieht, entstehen die für die Muskulatur des Amphioxus charakteristischen, quergestreiften **Muskelblätter**. Diese sind wie die Blätter eines Buches links und rechts an der Chorda angeheftet. Je mehr Fibrillen ausgeschieden werden, um so mehr nimmt zwischen ihnen das Protoplasma der Bildungszellen an Menge ab; es wird der Kern mit einem Rest von Protoplasma nach dem der Ursegmenthöhle zugekehrten Zellenende hingedrängt.

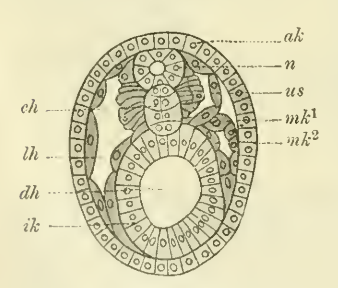


Fig. 226. **Querschnitt durch die Mitte des Körpers eines Amphioxusembryo mit 11 Ursegmenten**, nach Hatschek.

ak äusseres, *ik* inneres Keimblatt, mk^1 parietale, mk^2 viscerale Lamelle des mittleren Keimblattes, *us* Ursegment, *n* Nervenrohr, *ch* Chorda, *lh* Leibeshöhle, *dh* Darmhöhle.

Die übrigen Zellen der Ursegmente werden zu einem flachen Plattenepithel um-

gewandelt, welches jetzt und auch später an der Muskelbildung nicht Theil nimmt. (Cutisblatt von Hatschek.)

In der Umgebung der Chorda entstanden, breitet sich bei älteren Thieren die Muskelschicht sowohl dorsal als ventral aus und liefert so die gesammte mächtige Rumpfmuskulatur, die gleich den zelligen Ursegmenten, von denen sie abstammt, in hinter einander gelegene Abschnitte (die Myomeren) getrennt ist.

Mit Amphioxus stimmen im Allgemeinen die Cyclostomen (Fig. 227) in ihrer Muskelentwicklung überein. Wie dort hat man auch hier zwischen einer inneren, an Chorda (*Ch*) und Nervenrohr (*N*) angrenzenden, muskelbildenden (*mf*) und einer äusseren, nach der Epidermis zu gelegenen, indifferenten Epithelschicht (*ae*) zu unterscheiden. Letztere (*ae*) besteht aus niedrigen und flachen Zellen, erstere aus sehr hohen und langgestreckten Platten (*mk*), die wie beim Amphioxus senkrecht zur Oberfläche von Chorda und Nervenrohr gestellt sind. Da die Ursegmente bei Petromyzon der Höhlungen entbehren, liegen beide Epithelschichten unmittelbar auf einander und gehen dorsal- und ventralwärts durch Uebergangszellen (*WZ*) in einander über, in ähnlicher Weise wie an der Linsenanlage das Linsenepithel in die Linsenfasern. Es werden nun die Muskelfibrillen (*mf*) von den Zellplatten auf ihren beiden Breitseiten ausgeschieden. Dadurch entstehen senkrecht zur Chorda gestellte Muskelblätter, die sich den an Wirbellosen beschriebenen, ähnlichen Bildungen (Fig. 222) vergleichen lassen. Sie setzen sich wie diese aus zwei Lagen parallel verlaufender, feinster Fibrillen zusammen, welche durch einen zarten Streifen von Kittsubstanz von einander getrennt sind, und von welchen die eine Lage dieser, die andere Lage jener Bildungszelle ihr Dasein verdankt.

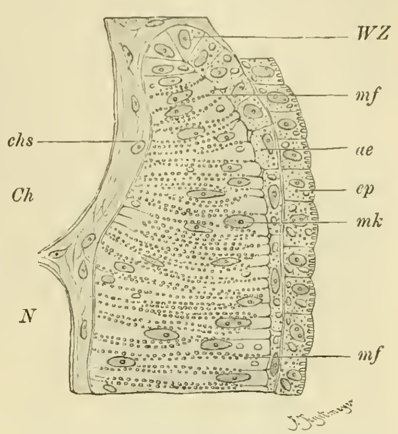


Fig. 227. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 14 Tage alten Larve von Petromyzon Planeri.** 500mal vergrössert.

N und *Ch* der an das Rückenmark und die Chorda angrenzende Theil des Querschnitts; *chs* skeletbildende Chordascheide; *ep* Epidermis; *ae* äussere Epithelschicht des Ursegmentes; *mk* Muskelzellenkerne; *mf* Muskelfibrillen im Querschnitt; *WZ* Wachsthumszone, Uebergang der äusseren Zellenschicht in die muskelbildende Schicht des Ursegments.

Bei älteren Larven dehnen sich die Ursegmente nach oben und nach unten aus, wobei fortwährend eine Neubildung von Muskelblättern von den oben erwähnten Zellen (*WZ*) aus stattfindet. Die oberen und unteren Ränder der Ursegmente bilden demnach eine Wucherungszone, durch deren Vermittlung die Rumpfmuskulatur immer weiter dorsal- und ventralwärts wächst.

Auf einer weiteren Phase der Entwicklung, bei 6 Wochen alten Larven (Fig. 228), wandeln

Fig. 228. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 6 Wochen alten Larve von Petromyzon Planeri.** 500mal vergrössert.

k Muskelkästchen; *mk* Muskelkerne; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen.

sich die Muskelblätter in die Muskelkästchen (*k*) um, wie Schneider die eigenthümlichen, definitiven Structurelemente der Cyclostomen benannt hat. Die einander zugekehrten Fibrillenlagen zweier Blätter, welche von einer Zellplatte an ihren zwei Seiten ausgeschieden worden sind, verbinden sich mit ihren Rändern, so dass jetzt jede Bildungszelle von den ihr zugehörigen Fibrillen wie von einem Mantel rings umschlossen wird. Es ist so ein ähnliches Formelement entstanden, wie es die Längsmuskulatur des Regenwurms (Fig. 224) zeigt.

Schliesslich greifen noch drei Veränderungen an den Muskelkästchen Platz. Die homogene Stützsubstanz, welche auf dem ersten Stadium nur als feine Linie zwischen den zwei Fibrillenlagen eines Muskelblattes angedeutet war, nimmt zu und liefert die Scheidewände, durch welche die einzelnen Muskelkästchen von einander getrennt werden, und in welchen später auch einzelne Bindesubstanzzellen und Blutgefässe anzutreffen sind. Zweitens wird die protoplasmatische Grundsubstanz der Bildungszellen fast vollständig aufgebraucht durch fortgesetzte Abscheidung zahlreicher, feiner Fibrillen, welche schliesslich das ganze Innere des Kästchens ausfüllen. Unter den Fibrillen kann man jetzt zwei verschiedene Arten unterscheiden, central gelegene und solche, welche den Scheidewänden fest anhaften. Drittens sind zwischen den Fibrillen zerstreute, zahlreiche, kleine Kerne aufzufinden, welche von dem ursprünglich einfachen Kern der Bildungszelle durch häufig wiederholte Trennung abstammen.

In einer etwas andern Weise als bei dem Amphioxus und den Cyclostomen erfolgt bei den übrigen Wirbelthieren die Entwicklung der Muskelsegmente, zu deren Studium wohl die geschwänzten Amphibien die lehrreichsten Objecte liefern. Bei Triton (Fig. 131 u. 132 *ush*) enthalten die Ursegmente einen ansehnlichen Hohlraum, der ringsum von grossen, cylindrischen Epithelzellen umgrenzt wird. An etwas älteren Embryonen gehen in dem Theil des Epithels, welcher dem Nervenrohr und der Chorda anliegt und somit der oben besprochenen, muskelbildenden Schicht des Amphioxus und der Cyclostomen entspricht, lebhafte Zellvermehrungen vor sich, durch welche der Hohlraum eines Ursegmentes ganz ausgefüllt wird. Hierbei verlieren die Zellen ihre ur-

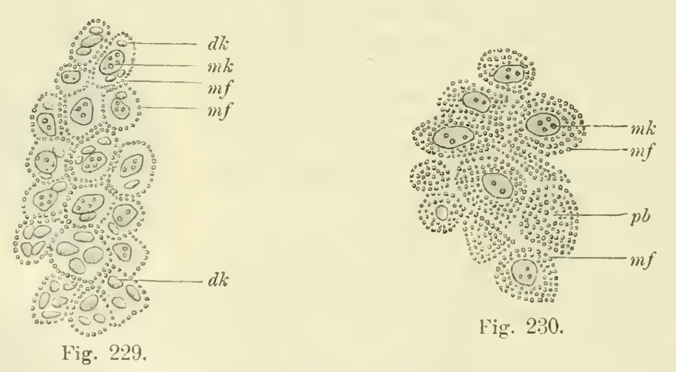


Fig. 229. Fig. 230.

Fig. 229. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 5 Tage alten Larve von Triton taeniatus.** 500mal vergrössert.
mk Muskelkerne; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen; *dk* Dotterkörner.

Fig. 230. **Querschnitt durch die Rumpfmuskulatur einer 10 Tage alten Larve von Triton taeniatus.** 500mal vergrössert.
pb Muskelprimitivbündel; *mf* quer durchschnittene Muskelfibrillen; *mk* Muskelkerne.

sprüngliche Anordnung und Form; sie verwandeln sich in longitudinal verlaufende Cylinder, welche die Länge eines Ursegmentes einnehmen und zu beiden Seiten des Rückenmarks und der Chorda und parallel zu ihnen neben und über einander gelagert sind (Fig. 229). Jeder Cylinder, der Anfangs nur einen einzigen Kern (*mk*) aufweist, umgiebt sich mit einem Mantel feinster, quergestreifter Fibrillen (*mf*); er ist jetzt einem Muskelkästchen der Cyclostomen (Fig. 228) zu vergleichen. Auch spielt sich hier wie dort eine Reihe ähnlicher Veränderungen weiter ab. An älteren Larven werden immer mehr Fibrillen (Fig. 230) ausgeschieden, welche allmählich den Binnenraum des Cylinders ausfüllen. Nur in seiner Achse bleiben Stellen frei, in welche die kleinen Kerne (*mk*) zu liegen kommen, die, durch Theilung des einfachen Mutterkerns entstanden, an Zahl bedeutend zunehmen. Ferner dringt jetzt zwischen die Muskelfasern oder die Primitivbündel (*pb*), wie später die fertigen Elemente heissen, Bindesubstanz mit Blutgefässen hinein.

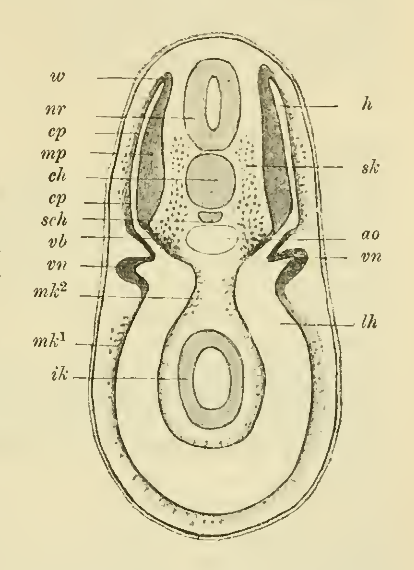


Fig. 231. **Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Selachierembryo, bei welchem die Muskelsegmente (*mp*) im Begriff stehen, sich abzuschnüren.** Schema nach WIJHE.

nr Nervenrohr. *ch* Chorda. *ao* Aorta. *sch* subchordaler Strang. *mp* Muskelplatte des Ursegments. *w* Wachsthumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplatte (*cp*) umbiegt. *cp* Cutisplatte. *vb* Verbindungsstück des Ursegments mit der Leibeshöhle, aus welchem sich u. A. die Urnierencanälchen (245 *uk*) entwickeln. *sk* skeletogenes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Verbindungsstückes *vb* entsteht. *vn* Vorniere. mk^1 parietales, mk^2 viscerales Mittelblatt, aus deren Wandungen sich Mesenchym entwickelt. *lh* Leibeshöhle. *ik* Darmdrüsenblatt. *h* Höhle des Ursegments.

Bei Amphioxus, den Cyclostomen und Amphibien ist die wichtigste Leistung der Ursegmente die Anlage der quergestreiften und willkürlichen Körpermuskulatur. Dagegen fällt es sehr wenig auf, dass die Ursegmente auch an der Entwicklung des Mesenchyms in der schon früher beschriebenen Weise (pag. 182) Theil nehmen: es hängt dies damit zusammen, dass bei den niederen Wirbelthieren überhaupt die Binde- und Stützsubstanzen im Aufbau ihres Körpers eine geringere Rolle spielen und namentlich während des Larvenlebens in sehr unbedeutender Menge entwickelt werden.

Dies ändert sich bei den Selachiern und den drei höheren Wirbelthierclassen. Nicht nur erreicht bei diesen das Mesenchym im fertigen Körper eine mächtigere Ausbildung und einen nach allen Richtungen höheren Grad von Differenzirung, sondern es wird auch frühzeitiger und gleich in reichlicher Menge angelegt. Daher zeigen denn hier die Ursegmente bei ihrer Umbildung etwas abweichende Erscheinungen. Neben der Differenzirung von Muskelgewebe wird gleichzeitig und zum Theil noch früher die Entwicklung von Mesenchym bemerkbar. Das Ursegment

(Fig. 230) sondert sich hier von vornherein in zwei gleich auffällige Anlagen, von denen die eine als Sclerotom oder skeletbildende Schicht (*sk*), die andere als Muskelplatte (Myotom, *mp*) unterschieden wird. Indem ich den Leser auf das neunte Capitel verweise, füge ich zu der schon dort gegebenen Darstellung noch einige weitere Angaben bei.

Bei den Selachiern wächst die skeletbildende Schicht, deren Ursprung schon früher beschrieben wurde, zur Seite der Chorda in die Höhe (Fig. 231 *sk* u. 232 *vr*). Nach aussen von ihr findet man den zur Muskel-

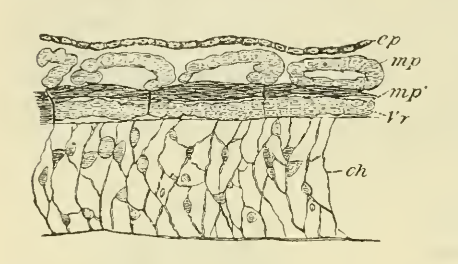


Fig. 232. **Horizontaler Längsschnitt durch den Rumpf eines Embryo von Scyllum,** nach Balfour.

Der Schnitt ist in der Höhe der Chorda geführt und zeigt die Sonderung der Zellen, welche die Wirbelkörper bilden, von den Platten.

ch Chorda. *ep* Epidermis. *Vr* Anlage der Wirbelkörper. *mp* äussere Zellenschicht des Ursegments. *mp'* ein Abschnitt des Ursegments, der sich bereits zu Längsmuskeln differenzirt hat (Muskelplatte).

bildung dienenden Theil des Ursegments. Dieser besteht aus einer inneren (*mp'*) und einer äusseren Schicht (*mp*), welche durch den Rest der Ursegmenthöhle (Fig. 231 *h*) von einander getrennt sind. Die innere Schicht (Fig. 232 *mp'*) grenzt an das skeletbildende Gewebe (*vr*) an und setzt sich aus mehrfach über einander liegenden, spindeligen, längsgerichteten Zellen zusammen, die quergestreifte Muskelfibrillen abscheiden; sie entspricht der bei Amphioxuslarven (Fig. 226) und Cyclostomenlarven noch direct an die Chorda anstossenden, inneren Wand des Ursegments. Die äussere Schicht liegt der Epidermis an und behält noch längere Zeit ihre Zusammensetzung aus cubischen Epithelzellen bei. Dorsal und ventral biegt sie in die innere, muskelbildende Schicht um und trägt hier wie beim Amphioxus und bei den Cyclostomen zur Vergrösserung der letzteren bei, indem ihre Zellen länger werden und sich in Muskelfasern umwandeln (Fig. 214). Die Muskelplatte breitet sich dann nach oben und unten in der Rumpfwand weiter aus (Fig. 214 u. 225). Die Höhle in ihr (Myocoel) schwindet dabei allmählich. Die muskelbildende Schicht (Fig. 214 *mp'*) nimmt an Dicke immer mehr zu, indem die Zahl der Muskelfasern eine grössere wird; die äussere Schicht verliert, allerdings erst ziemlich spät, auch ihren epithelialen Charakter und betheiligt sich an der Entwicklung der Lederhaut (Fig. 245 *cp*).

Balfour hat die Angabe gemacht, dass bei den Selachiern die äussere Lamelle der Muskelplatte später auch eine dünne Muskellamelle bilden solle. Die Angabe ist von Wijhe bestätigt, von anderer Seite aber öfters in Zweifel gezogen und auch neuerdings von Maurer entschieden in Abrede gestellt worden.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren ist die Wucherung der Ursegmente, welche das skeletbildende Gewebe liefert, noch mächtiger, als bei den Selachiern. Der grössere, median und ventral gelegene Theil löst sich allmählich in Gallertgewebe auf, welches um Chorda und Nervenrohr herumwächst; der kleinere, dorsal und lateral davon befindliche Abschnitt, welcher von der Chorda durch die skeletbildende Schicht des Ursegments weit abgedrängt ist, wird zur Muskelplatte (Fig. 242 *ms*)

oder, wie sie auch genannt wird, zur Rückentafel. Die innere Lamelle der Muskelplatte wandelt sich in längsverlaufende Muskelfasern um, die äussere trägt zur Bildung der Lederhaut bei. Die am Uebergang der äusseren in die innere Lamelle gelegenen Epithelzellen dienen zur Vermehrung und zum Wachsthum der Muskelanlage, welche sich dorsal und ventral immer weiter ausdehnt.

Auch für die höheren Wirbelthiere hat MAURER, der sich mit der Histogenese des Muskelgewebes in einer verdienstlichen Arbeit eingehender beschäftigt hat, nachzuweisen versucht, dass die Muskelfasern aus der epithelialen Anlage durch eine Art Faltungsprocess entstehen, in ähnlicher Weise, wie es in der Einleitung für die wirbellosen Thiere geschildert wurde. Er giebt, wie von mehreren Wirbelthieren, so auch vom Kaninchen (Fig. 233) eine Abbildung des muskelbildenden Epithels, welches auf dem Querschnitt deutlich durch Faltung in kleine Bezirke zerlegt ist, zwischen welche sich feine Scheidewände vom angrenzenden Bindegewebe hineinschieben. Durch weitere Abschnürung werden Muskelprimitivbündel gebildet. MAURER bezeichnet daher auch gemäss einer von mir schon früher entwickelten Auffassung das Muskelkästchen und das Primitivbündel der Wirbelthiere als einen Epithelbezirk, der von dem Sarkolemm oder der Basalmembran des Muskelepithels eingeschlossen ist.

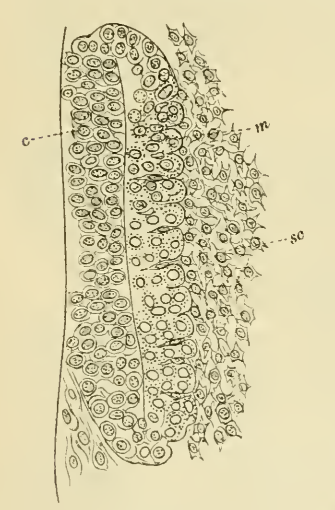


Fig. 233.

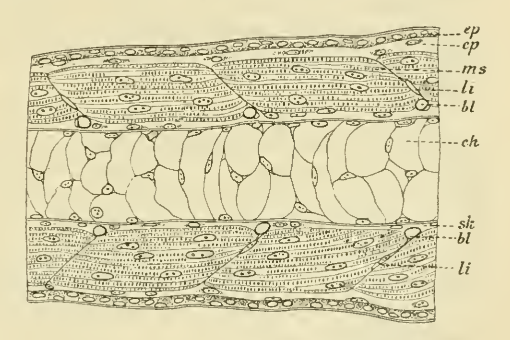


Fig. 234.

Fig. 233. **Querschnitt durch das siebente Ursegment eines Kaninchen-Embryo von 5,6 mm Nackensteisslänge.** Muskelbandbezirke des Muskelblattes, durch Bindegewebe gesondert. Nach MAURER. *c* Cutisblatt. *m* Muskelblatt des Ursegments. *sc* Sclerotom.

Fig. 234. **Frontalschnitt durch die Mitte des Rumpfes einer schon längere Zeit ausgeschlüpften Tritonlarve, um die Anordnung der Muskelsegmente *ms* zu zeigen.**
ch Chorda. *ep* Epidermis. *cp* Cutisplatte, embryonales Gallertgewebe. *ms* Muskelsegmente. *li* Ligamenta intermuscularia. *bl* Blutgefässe. *sk* skeletogene Chordascheide.

Für die Entstehung der Rumpfmuskulatur der Wirbelthiere erhält man somit folgende zwei Sätze:

1) Die Muskelelemente entwickeln sich aus Epithelzellen, die von einem begrenzten, zu den Ursegmenten sich abschnürenden Bezirk des Epithels der Leibeshöhle abstammen.

2) Die epithelialen Producte werden in ähnlicher Weise, wie die aus dem Epithel hervorsprossenden

Drüsengänge und Drüsenbläschen, von Bindegewebe umwachsen und allseitig eingehüllt.

Betrachten wir jetzt noch etwas genauer die ursprüngliche Anordnung der von den Ursegmenten gelieferten Muskelmassen. In allen Wirbelthierclassen bieten sich uns hierin ganz gleichartige Verhältnisse dar. Ueberall erscheint als Grundlage ein sehr einfaches System längsverlaufender, contractiler Fasern, die zuerst neben Chorda und Nervenrohr auftreten und von hier sich dorsalwärts nach dem Rücken zu und ventralwärts in die Bauchdecken hinein ausbreiten. Die Muskelmasse wird überall (Fig. 234) durch schräg zur Wirbelsäule verlaufende, bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) in einzelne Segmente oder Myomeren abgetheilt. Bei niederen Wirbelthieren erhält sich dieser Zustand, bei höheren macht er einer complicirteren Anordnung Platz.

In welcher Weise aus dem ursprünglichen System sich die nach Lage und Form so verschiedenartigen Muskelgruppen der höheren Thiere ableiten, kann im Einzelnen nicht näher untersucht werden, zumal auch dieses Gebiet der Entwicklungsgeschichte noch wenig bearbeitet worden ist; nur auf zwei Punkte, welche bei der Differenzirung der Muskelgruppen in Frage kommen, sei hier aufmerksam gemacht.

Erstens ist ein sehr wichtiger Factor in der Ausbildung des Skelets gegeben, das mit seinen Fortsätzen Ansatzpunkte für Muskelfasern bietet. Diese finden hierdurch Gelegenheit, sich von der übrigen Masse abzusondern.

Zweitens wirkt auf eine grössere Differenzirung der Musculatur die Entwicklung der Gliedmaassen hin, die als Höcker zur Seite des Rumpfes entstehen (Fig. 189 u. 190). Ihre Musculatur, welche bei höheren Wirbelthieren sehr complicirt angeordnet ist, erhalten die Gliedmaassen, wie wir durch Untersuchungen von KLEINENBERG und BALFOUR, sowie neuerdings durch die überaus beweisenden Angaben von DOHRN, RABL etc. erfahren haben, gleichfalls von den Ursegmenten.

Bei den Selachiern, bei welchen die Vorgänge am klarsten zu überschauen sind, sprossen je zwei Knospen, eine vordere und eine hintere, aus den zu dieser Zeit noch hohlen Ursegmenten hervor und wachsen in die Anlagen der paarigen Flossen hinein, in welchen sie sich in Muskelfasern umbilden. Die Thatsache, dass immer von einer grösseren Anzahl von Ursegmenten Knospen an eine Flosse abgegeben werden, ist beachtenswerth, weil damit die Extremität sich als eine Bildung erweist, die mehreren Körperabschnitten angehört. Die Muskelknospen für die Extremitäten lösen sich bald ganz von den Ursegmenten ab; sie stellen kleine Säckchen dar, die von einem einschichtigen, niedrigen Cylinderepithel ausgekleidet werden und eine kleine Höhle einschliessen. Im weiteren Verlauf theilen sie sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, aus denen sich die Muskeln für die entgegengesetzten Flossenseiten herleiten.

B. Die Kopfsegmente.

Ueber die Entwicklung des Kopfes sind in den letzten Jahren wichtige Arbeiten von GÖTTE, BALFOUR, MARSHALL, WIJHE, FRORIEP, RABL, KUPFFER, KILLIAN, PLATT und Anderen erschienen. Sie haben zu dem belangreichen Ergebniss geführt, dass sich die Leibeshöhle bis in den Kopf hinein fortsetzt und auch hier in eine Anzahl von Segmenten

zerfällt. Am deutlichsten treten diese Verhältnisse bei den Selachiern zu Tage.

Wenn bei den Selachiern die mittleren Keimblätter in die Kopfanlage hineingewachsen sind, so weichen sie hier wie im Rumpf frühzeitig auseinander und fassen so jederseits einen engen, spaltförmigen Raum, die Kopfhöhle, zwischen sich. Diese hängt nach hinten mit der allgemeinen Leibeshöhle zusammen. Hieraus folgt, dass beim Embryo die beiden primitiven Leibessäcke (Coelomsäcke) eine grössere Ausdehnung als später besitzen, da sie bis in den vordersten Theil der Embryonalanlage, bis in den Kopf, hineinreichen.

Der Kopfmesoblast geht weiterhin bei den Selachiern eine Segmentirung ein. Ueber die Art und Bedeutung derselben gehen aber die Ansichten der einzelnen Forscher weit auseinander.

Nach Wijhe, dessen Darstellung in ihren Grundzügen mit Gegenbaur's Schädeltheorie gut harmonirt und von Seiten Hoffmann's volle Bestätigung gefunden hat, gliedern sich die Wandungen der Kopfhöhle in ähnlicher Weise wie die Wandungen der Leibeshöhle in einen ventralen und in einen dorsalen, die Ursegmente liefernden Abschnitt. Dann aber tritt zwischen Kopf und Rumpf ein wichtiger Unterschied hervor: im Rumpf wird nur der dorsale Abschnitt, im Kopf aber sowohl der dorsale, als auch der ventrale, ein jeder in einer für ihn eigenartigen Weise, segmentirt.

Der ventrale Theil der Kopfhöhle zerfällt, in Folge der Entwicklung der Schlundspalten, in einzelne Segmente (Branchiomeren, Ahlborn), von welchen das erste vor der ersten Spalte, die übrigen zwischen zwei Spalten gelegen sind. Jedes Segment (Fig. 235) besteht aus einer von Cylinderzellen gebildeten Wand und schliesst einen engen Hohlraum ein.

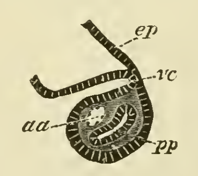


Fig. 235. **Querschnitt durch den vorletzten Schlundbogen eines Pristiurusembryo.** Nach Balfour.

ep Epidermis. *vc* innere Schlundtasche. *pp* Segment der Leibeshöhle im Schlundbogen. *aa* Schlundbogengefäss (Aortenbogen).

Mit dem es einhüllenden Bindegewebe stellt es den die einzelnen Schlundspalten von einander trennenden Visceralbogen dar, daher denn auch die von der Kopfhöhle sich herleitenden Spalträume als Visceralbogenhöhlen von Wijhe bezeichnet worden sind. Letztere communiciren eine Zeit lang unter den Kiementaschen mit dem das Herz einschliessenden Pericardialraum. Dann aber beginnen sie sich zu schliessen; ihre Wandungen legen sich zusammen; aus dem Cylinderzellenepithel entwickeln sich quergestreifte Muskelfasern, welche die Kiefer- und die Kiemenmuskeln liefern.

Somit ergiebt sich für den Kopfabschnitt der Wirbelthiere der wichtige Satz: die Kopfmusculatur entwickelt sich nicht nur aus den Ursegmenten, sondern auch aus einem Theil des Epithels der Kopfhöhle, welcher den nicht zur Muskelbildung beitragenden Seitenplatten am Rumpf entspricht.

Was den dorsalen Theil des mittleren Keimblattes im Kopfabschnitt betrifft, so zerfällt er wie am Rumpf in Ursegmente, die bei den Sela-

chiern, neun an Zahl, eine Höhlung umschliessen, mit Ausnahme des ersten Segments, welches solid ist. Sie entstehen zuerst in der Hinterhauptsgegend und vermehren sich von da nach vorn. Die Segmentirung des gesammten Körpers vollzieht sich daher bei den Selachiern, was übrigens auch für alle übrigen Wirbelthiere gilt, in der Weise, dass sie in der Nackengegend beginnt und von hier einerseits nach hinten zum Schwanzende, andererseits nach vorn fortschreitet.

Die Wandungen der Ursegmente des Kopfes liefern zum Theil Muskeln, zum Theil bilden sie sich zurück. Aus den drei ersten Paaren gehen, wie Marshall und Wijhe im Einzelnen nachgewiesen haben, die Augenmuskeln hervor. Das erste Segment legt sich becherförmig um die Augenblase herum und differenzirt sich in Musculus rectus superior, rectus inferior und obliquus inferior. Das zweite Paar lässt den Obliquus superior und das dritte Paar den Rectus externus entstehen. Das vierte bis sechste Segment geht zu Grunde, während aus den drei letzten sich Muskeln entwickeln, welche vom Schädel zum Schultergürtel ziehen.

Von der Darstellung Wijhe's weichen Dohrn, Killian und Julia Platt vornehmlich in dem einen Punkte ab, dass sie den Kopfmesoblast in eine viel grössere Anzahl von Ursegmenten zerfallen lassen. So findet Dohrn an Stelle der 9 Segmente van Wijhe's bei jungen Selachierembryonen nicht weniger als 19, Killian ihrer 17—18 und Julia Platt ihrer 12.

Eine strenge, von Hoffmann aber als unberechtigt zurückgewiesene Kritik legt Rabl an die Ursegmenttheorie des Kopfes an. In seinem ganzen vorderen Abschnitt kann er überhaupt kein Gebilde finden, das man einem Ursegment zu vergleichen berechtigt sei. „Allerdings erfahre hier das mittlere Keimblatt eine Gliederung in einzelne Abschnitte, aber diese Gliederung sei von ganz anderer Art, als jene, welche das mittlere Keimblatt des Rumpfes erfahre. Diese Verschiedenheit spreche sich nicht bloss in der Art des Auftretens der Grenzfurchen zwischen den einzelnen Abschnitten und darin aus, dass die einzelnen Abschnitte nie so vollständig von einander geschieden werden, wie die Ursegmente des Rumpfes, sondern auch in der ganzen weiteren Ausbildung und Differenzirung dieser vermeintlichen Segmente".

Nur an der Zusammensetzung des Hinterkopfes lässt Rabl einige Ursegmente Theil nehmen; doch dürfte ihre Zahl nach seiner Meinung kaum mehr als drei, vielleicht nur zwei betragen.

„Wir wissen auch heute noch nicht," so fasst Rabl das ziemlich negative Ergebniss seiner Kritik zusammen, „wie viele Segmente in die Bildung des Kopfes einbezogen werden."

Bei den übrigen Wirbelthieren ist die Umwandlung des mittleren Keimblattes im Kopf noch in einer viel weniger erschöpfenden Weise wie bei den Selachiern untersucht worden. Zur Entwicklung von Kopfhöhlen scheint es nicht zu kommen, indem die mittleren Keimblätter jeder Zeit auf einander gepresst bleiben. Im Uebrigen wissen wir, dass auch hier Ursegmente in geringer Anzahl nachweisbar sind. Götte beschreibt bei der Unke deren vier Paar; Froriep findet bei Säugethieren in der Occipitalregion jederseits vier Muskelsegmente, die von hinten nach vorn an Grösse abnehmen, und von denen die beiden vordersten sich später zurückbilden sollen. Im Einzelnen ist noch Manches durch genauere Untersuchung aufzuklären.

II. Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane, der Nebenniere.

Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane kann nicht getrennt in zwei Capiteln besprochen werden, da beide Organsysteme anatomisch und genetisch auf das Innigste mit einander zusammenhängen.

Einmal nehmen beide ihren Ursprung an einer und derselben Stelle der epithelialen Auskleidung der Leibeshöhle; zweitens treten Theile des Harnsystems späterhin in den Dienst des Geschlechtsapparates, denn sie liefern die Wege oder Canäle, die mit der Ausführung der Eier und des Samens betraut werden. Mit Recht fasst man daher auch in der Anatomie die beiden genetisch verbundenen Organsysteme unter dem gemeinsamen Namen des Urogenitalsystems oder des Harn-Geschlechtsapparates zusammen.

Wir wenden uns hiermit wieder zu einem der interessantesten Abschnitte in der Entwicklungsgeschichte. Interesse beansprucht gerade in morphologischer Hinsicht das Urogenitalsystem, weil sich an ihm eine grosse Anzahl von wichtigen Umwandlungen während des embryonalen Lebens vollzieht. Bei den höheren Wirbelthieren werden zuerst die Vorniere und die Urniere angelegt. Organe, die von vergänglicher Natur sind, die zum Theil wieder verschwinden und durch die bleibende Niere ersetzt werden, zum Theil sich nur in ihren Ausführwegen erhalten. Die vergänglichen Bildungen aber entsprechen Organen, die bei niederen Wirbelthieren dauernd in Function sind.

Seit einer Reihe von Jahren ist das Capitel „Harn-Geschlechtsorgane" durch Untersuchung jeder einzelnen Wirbelthierclasse von den verschiedensten Seiten sorgfältig durchgearbeitet worden, nachdem durch die vortrefflichen Untersuchungen von Waldeyer und von Semper die Aufmerksamkeit der Forscher auf eine Reihe ganz neuer und unerwarteter Erscheinungen gelenkt worden war. Es ist eine umfangreiche Literatur entstanden, in welcher die Abhandlungen von Sedgwick, van Wijhe, Rückert, Boveri, Fürbringer, Mihalkovics besonders hervorzuheben sind; viele wichtige Thatsachen sind ans Tageslicht gefördert worden. Trotzdem ist nicht zu verschweigen, dass über einzelne Fragen die Meinungen noch auseinandergehen.

Wie in mehreren früheren Capiteln werde ich auch hier der Darstellung eine breitere Grundlage dadurch geben, dass ich die niederen Wirbelthiere bei einzelnen Fragen zum Theil etwas eingehender berücksichtige.

a) Die Vorniere und der Vornierengang.

Das Erste, wodurch sich die Entstehung des Harn-Geschlechtsapparates bemerkbar macht, ist die Anlage der Vorniere. Es ist dies eine Bildung, welche jetzt bei den Embryonen aller Wirbelthiere nachgewiesen ist, aber bei einigen eine grössere, bei anderen eine geringere Rolle spielt. Bei einigen (Myxine, Bdellostoma, Knochenfischen) bleibt sie dauernd erhalten; bei anderen, wie den Amphibien, wächst sie während des Larvenlebens zu einem ansehnlichen Organ heran, das nach der Metamorphose wieder verkümmert; bei den Selachiern und Amnioten endlich bleibt ihre Anlage von vornherein sehr rudimentär. In diesem

Falle hat man sie früher für das vordere Ende des Urnierenganges gehalten, bis durch die vergleichende Embryologie die richtigen Gesichtspunkte gewonnen worden sind.

Für die Entwicklung der Vorniere wähle ich die Selachier, Amphibien und Vögel als Beispiele.

Bei Selachiern von etwa 27 Segmenten legt sich die Vorniere, in der Gegend des dritten oder vierten Rumpfsegments beginnend, nach rückwärts an. Dort, wo der segmentirte in den unsegmentirten Theil des mittleren Keimblatts übergeht, wachsen aus dem parietalen Blatt desselben eine Anzahl segmental hinter einander angeordneter Zellstränge hervor (Fig. 236 *vn*), bei Torpedo 6, bei Pristiurus 4, die nach rückwärts umbiegen und sich zu einem Längsstrang verbinden. Bald darauf erhalten die Anlagen durch Auseinanderweichen der Zellen kleine Höhlungen in ihrem Innern. Auf diese Weise ist jetzt zwischen Epidermis und parietalem Mittelblatt ein Längscanal, der V o r n i e r e n g a n g (Fig. 237 *vg*), entstanden, der sich über mehrere Rumpfsegmente erstreckt und durch mehrere hinter einander gelegene Oeffnungen oder V o r n i e r e n t r i c h t e r mit der Leibeshöhle verbunden ist (Fig. 231 *vn*).

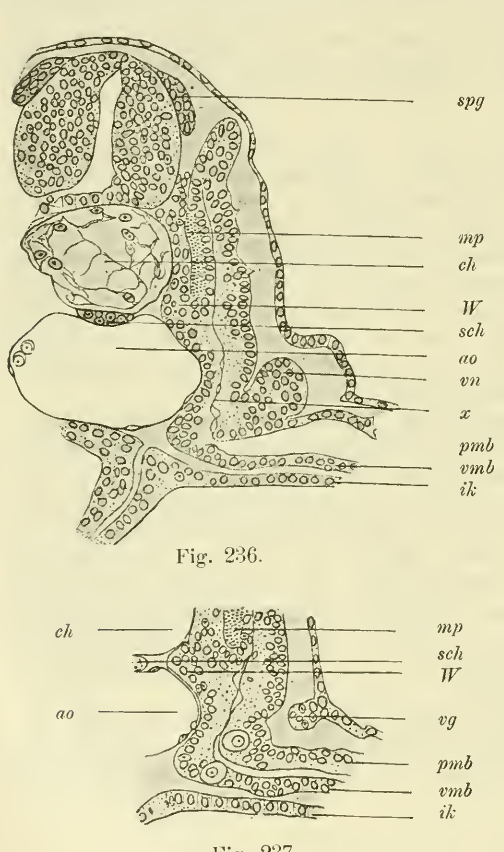


Fig. 236 u. 237. **Zwei Querschnitte durch einen Embryo von Pristiurus.** Nach RABL. Querschnitt Fig. 237 liegt ein wenig weiter nach hinten als Querschnitt Fig. 236.

ch Chorda. *spg* Spinalknoten. *mp* Muskelplatte des Ursegments. *W* skeletogenes Gewebe, das aus der medialen Wand des Ursegments hervorgewuchert ist. *sch* subchordaler Strang. *ao* Aorta. *ik* inneres Keimblatt. *pmb*, *vmb* parietales, viscerales Mittelblatt. *vn* Vorniere. *vg* Vornierengang. *x* Spalte im Ursegment, welches noch mit der Leibeshöhle in Zusammenhang steht.

Kurze Zeit nach ihrer Entstehung erleidet die Anlage in ihrer vorderen Hälfte eine vollständige Rückbildung; die hintere Hälfte dagegen entwickelt sich weiter, weitet sich aus, bleibt aber mit der Leibeshöhle nur durch einen einzigen Nierentrichter in Zusammenhang (Fig. 231 *vn*), sei es nun, dass, wie WIJHE angiebt, die mehrfachen Trichter zu einem einzigen verschmolzen sind, sei es, dass nach der Darstellung von RÜCKERT alle Trichter bis auf einen einzigen sich schliessen und zurückbilden.

Auch bei den Amphibien legt sich die Vorniere an der Stelle, wo Ursegmente und Seitenplatten an einander grenzen, dadurch an, dass

an dem parietalen Blatt der letzteren einzelne solide, segmental angeordnete Wucherungen entstehen (Mollier, Field). Dieselben höhlen sich weiterhin aus (Fig. 238 *u*) und verbinden sich an ihren dem äusseren Keimblatt zugewandten Enden zu einem Längscanal. Der so entstandene Vornierengang (Fig. 238 *u*) hängt bei Rana und Bombinator durch drei Nierentrichter, bei Triton und Salamander durch zwei mit der Leibeshöhle zusammen, die hier etwas erweitert ist und als „Vornierenkammer" bezeichnet wird. Die ganze Anlage gewinnt bald darauf während des Larvenlebens eine stattliche Ausbildung dadurch, dass die Nierentrichter zu langen, sich vielfach schlängelnden Röhren (Vornierencanälen) auswachsen (Fürbringer, Götte).

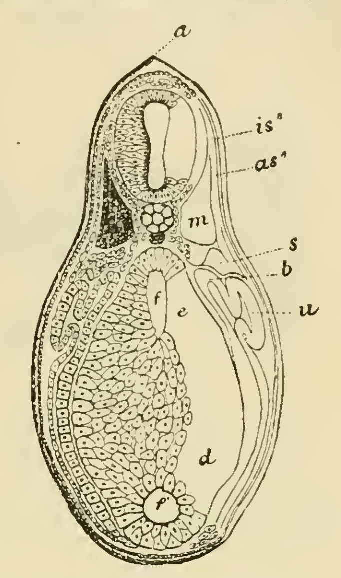


Fig. 238. **Querschnitt durch eine sehr junge Kaulquappe von Bombinator in der Gegend des vorderen Endes des Dottersacks.** Nach Götte.
a Falte des äusseren Keimblattes, die sich in die Rückenflosse fortsetzt. *is** Rückenmark. *m* Seitenmuskel. *as** äussere Zellschicht der Muskelplatte. *s* Mesenchymzellen. *b* Uebergang des parietalen in das viscerale Mittelblatt. *u* Vorniere. *f* Darmhöhle. *e* Darmblatt, in die Dotterzellenmasse *d* übergehend. *f'* ventraler Blindsack des Darms, der zur Leber wird.

Bei den Vögeln, an welche sich die Verhältnisse bei den Reptilien und Säugethieren anschliessen lassen, tritt die Vorniere in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern in mehr oder minder verkümmerter Form auf (Sedgwick, Gasser, Ranson, Siemerling, Weldon, Mihalkovics, Felix). Sie macht sich zuerst bemerkbar bei Hühnerembryonen von acht Ursegmenten in der Gegend des fünften bis siebenten Segments und entwickelt sich von hier bei älteren Embryonen nach rückwärts bis in die Gegend des zwölften (Sedgwick) oder fünfzehnten (Felix) Segments. Bei ihrer Entstehung bleiben die Ursegmente noch einige Zeit mit den Seitenplatten in Verbindung durch segmental angeordnete Zellstränge, die zuweilen auch noch eine feine Höhle erkennen lassen und als Mittelplatte oder intermediäre Zellmasse zusammengefasst werden. In Figur 239 ist die letztere sehr deutlich zu sehen. Nach den neuesten Untersuchungen von Felix treten auch beim Hühnchen einzelne, segmental angeordnete, nach dem äusseren Keimblatt zu gerichtete Auswüchse der intermediären Zellmasse auf, zuerst im Bereich des vierten bis achten Ursegmentes, dann allmählich nach hinten bis zum fünfzehnten Ursegment fortschreitend. Indem sie sich wieder nach hinten umlegen und untereinander verbinden, geben sie einem zwischen äusserem und mittlerem Keimblatt gelegenen Längscanal (Fig. 239 *Wd*), dem Vornierengang, den Ursprung. Später lösen sich die Ursegmente von den Seitenplatten ganz ab. Die ursprünglich soliden Zellstränge der Vornieren erhalten eine deutliche Höhle und bleiben durch einzelne Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen.

Eine eigenartige Beschaffenheit gewinnt endlich die Vorniere, wie es scheint, bei allen Wirbelthieren noch dadurch, dass sich in der Nähe ihrer Trichter einzelne pilzförmige Wucherungen aus der Wand der

Leibeshöhle und zwar links und rechts von der Ansatzstelle des Darmgekröses entwickeln. In jede Wucherung dringt von der Aorta ein Blutgefäss und löst sich hier ähnlich wie in den Malpighi'schen Körperchen der Niere in ein Büschel von Capillaren auf, die sich gleich darauf wieder zu einem abführenden Gefäss vereinigen.

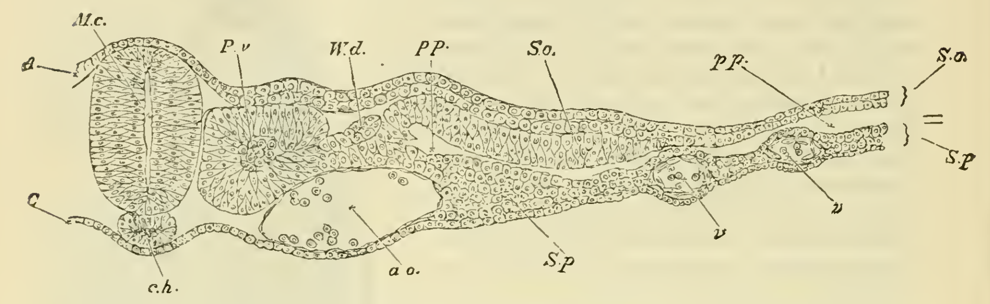


Fig. 239. **Querschnitt durch die Rückengegend eines Hühnerembryo von 45 Stunden**, nach Balfour.

Der Schnitt zeigt das mittlere Keimblatt theilweise gesondert in das Ursegment (*Pv*) und die Seitenplatte, welche die Leibeshöhle (*pp*) zwischen sich fasst.

Mc Medullarrohr; *Pv* Ursegment; *So* Rumpfplatte; *Sp* Darmplatte; *pp* Leibeshöhle; *ch* Chorda; *A* äusseres Keimblatt; *C* inneres Keimblatt; *ao* Aorta; *v* Blutgefäss; *Wd* Wolff'scher Gang.

Beim Hühnchen zum Beispiel (Fig. 241) wuchert das Bindegewebe an beiden Seiten des Mesenteriums (*me*), durch welches linke und rechte Vorniere von einander getrennt werden, in der Gegend des elften bis fünfzehnten Segments und wächst als ein kugeliger Körper (*gl*) in die Leibeshöhle hinein.

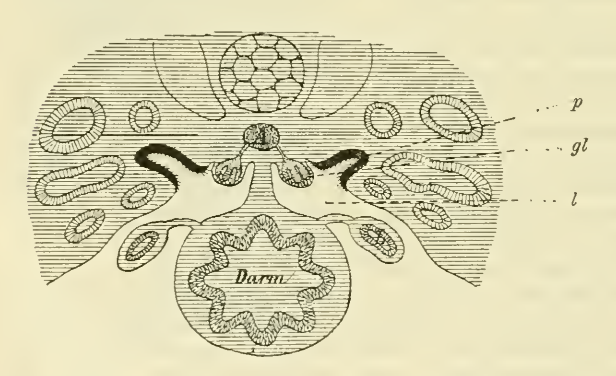


Fig. 240. **Querschnitt durch die Vorniere von Triton taeniatus** (6 mm), nach Semon.

p Peritonealtrichter.
gl Glomerulus.
l Leibeshöhle.

Später geht meist aus den segmental angelegten Wucherungen des Bauchfells mit ihrer charakteristischen Gefässanordnung ein grösseres, einheitliches Gebilde hervor, das in der Literatur als Vornierenknäuel (Vornierenglomerulus) bekannt ist (Fig. 240 *gl*). Ueber seine Lagebeziehungen zum Darmgekröse und zu den Nierentrichtern (*p*) giebt der schematisch gehaltene Querschnitt (Fig. 240) durch die Vorniere einer 6 mm langen Tritonlarve eine klare Vorstellung.

Nur bei denjenigen Wirbelthieren, bei denen die Vorniere vorübergehend wirklich in Function tritt, wie bei den Larven der Amphibien, bei Cyclostomen und Teleostiern, erreicht ihr Glomerulus eine ansehn-

liche Entwicklung, während er bei den Selachiern und den Amnioten rudimentär bleibt und später ganz rückgebildet wird (Fig. 241 *gl*). Im ersteren Fall wird wahrscheinlich durch diese Einrichtung Flüssigkeit oder Harnwasser ausgeschieden, das dann durch die Oeffnungen der Vornierencanälchen aufgenommen und durch den gleich zu besprechenden Vornierengang nach aussen entleert wird. Bemerkenswerth und für die Structur der Vorniere charakteristisch ist dabei der eine Punkt, dass der Gefässknäuel sich nicht in der Wand der Vornierencanälchen selbst, wie es bei den Canälchen der Urniere der Fall ist, sondern in der Wand der Leibeshöhle entwickelt hat, so dass nur durch Vermittelung der letzteren das Harnwasser abgeführt werden kann. Zu diesem Zweck hat sich bei vielen Wirbelthieren noch der vordere Abschnitt der Leibeshöhle, der den Gefässknäuel und die Vornierentrichter enthält, gegen den übrigen Abschnitt mehr oder minder vollständig abgeschlossen, indem zwischen parietalem und visceralem Blatt des Bauchfells Verwachsungen nachträglich zu Stande gekommen sind und eine Art Vornierenkammer hervorgerufen haben. Bei den Teleostiern ist die Vornierenkammer vollständig abgeschlossen, theilweise dagegen nur bei Lepidosteus, Ichthyophis, Crocodilen und Cheloniern.



Fig. 241. **Querschnitt durch den äusseren Glomerulus eines Vornierencanälchens eines Hühnchens von ungefähr 100 Stunden,** nach Balfour.

gl Glomerulus. *ge* Peritonealepithel. *Wd* Urnierengang. *ao* Aorta. *me* Mesenterium. Das Vornierencanälchen und sein Zusammenhang mit dem Glomerulus sind in dieser Figur nicht angegeben.

In welcher Weise mündet nun aber die Vorniere nach aussen?

Es geschieht dies durch den Vornierengang, der sich in der oben beschriebenen Weise unmittelbar im Anschluss an die Vorniere entwickelt. Vorn entstanden, wächst er allmählich so weit nach hinten, bis er den Enddarm erreicht und sich in die Cloake öffnet. Man findet ihn bei allen Wirbelthieren in der Gegend, wo die Ursegmente an die Seitenplatten angrenzen. Zur Zeit seiner Entstehung ist er immer dicht unter dem äusseren Keimblatt gelegen (Fig. 239 *Wd*); später entfernt er sich immer weiter von ihm und rückt in grössere Tiefe, indem sich embryonales Bindegewebe dazwischen schiebt (Fig. 242 *wd* u. Fig. 245 *ug*). Der Canal hat eine Anzahl verschiedener Namen erhalten und wird in der Literatur als Vornierengang, Urnierengang, Wolff'scher Gang oder Segmentalgang aufgeführt. Die verschiedene Benennung erklärt sich daraus, dass der Canal im Laufe der Entwicklung des Nierensystems seine Function wechselt und ursprünglich nur für die Vorniere, später für die Urniere als Ausführungsgang dient.

Ueber die Entstehung des Canals haben lange Zeit die Ansichten hin und her geschwankt. Aus den vielen, oft widersprechenden Untersuchungen scheint sich mir jetzt folgender Thatbestand zu ergeben, zu welchem auch Rückert in seiner zusammenfassenden Darstellung der Harnorgane gekommen ist.

Bei allen Wirbelthieren mit Ausnahme des Amphioxus entwickelt sich der vordere Abschnitt des Vornierengangs aus dem mittleren

Keimblatt in der Weise, dass die früher beschriebenen, in geringer Anzahl segmental entstandenen Vornierencanälchen mit ihren freien Enden nach hinten umbiegen und sich untereinander verbinden. Der mittlere und hintere Abschnitt dagegen zeigt nach den einzelnen Wirbelthierclassen eine zweifach verschiedene Bildungsweise.

Bei Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln endet der Vornierengang, wenn sich sein vorderer Abschnitt aus dem mittleren Keimblatt eben angelegt hat, nach hinten als ein Höcker, welcher in den Zwischenraum zwischen äusserem und mittlerem Keimblatt frei vorspringt. Der Höcker wächst dann durch Vermehrung seiner eigenen Zellen allmählich in die Länge, bis er den Enddarm erreicht und mit der Wand desselben verschmilzt (Mollier, Field und ältere Autoren). Der mittlere und hintere Abschnitt des Vornierengangs schnürt sich also weder vom äusseren noch vom mittleren Keimblatt ab, wie von dieser oder jener Seite behauptet worden ist, noch bezieht er überhaupt von ihnen Zellenmaterial zu seiner Vergrösserung.

Die zweite Bildungsweise trifft man bei den Selachiern (Wijhe, Rabl, Beard, Rückert) und bei den Säugethieren an (Hensen, Flemming, Graf Spee, Keibel). Wenn bei ihnen die Vorniere eben aus den Wucherungen des mittleren Keimblattes entstanden ist, setzt sich das hintere Ende des Vornierenganges, anstatt als Höcker nach hinten frei aufzuhören, alsbald mit dem äusseren Keimblatt in feste Verbindung.

An den Befund, der von einem Selachierembryo in Fig. 236 dargestellt ist, schliesst sich in einer Querschnittserie bald ein Befund (Fig. 237) an, in welchem der Vornierengang jetzt als leistenartige Verdickung des äusseren Keimblattes erscheint. Durch das Studium verschieden alter Embryonen lässt sich dann weiter beobachten, dass sich die leistenartige Verdickung des äusseren Keimblattes immer weiter nach rückwärts verlagert, während nach vorn von dieser Stelle der Gang sich abgelöst hat und selbständig geworden ist. Man findet also immer nur das hinterste Ende des in die Länge wachsenden Vornierengangs mit dem äusseren Keimblatt innig verbunden. Doch liegen die Verhältnisse, wie Rückert wohl mit Recht hervorhebt, zur Zeit noch so, dass sich aus den vorliegenden Beobachtungen nicht ohne Weiteres feststellen lässt, ob an der Verbindungsstelle eine Abgabe von Zellenmaterial aus dem äusseren Keimblatt erfolgt, oder ob das Material des Ganges aus der nach hinten auswachsenden (mesoblastischen) Vornierenanlage selbst hervorgeht.

Entsprechende Befunde wie die Selachier liefern uns die Säugethiere (Hensen, Flemming, Graf Spee, Keibel).

Nach Darlegung des Thatsachenmaterials tritt jetzt an uns die Aufgabe heran, zu entscheiden, wie sich die verschiedenartigen Befunde bei Selachiern und Säugethieren einerseits, bei den übrigen Wirbelthieren andererseits vereinbaren lassen, und welche Gesammtvorstellung wir uns damit über die vielumstrittene Entstehung (Onto- und Phylogenie) des Vornierenganges bilden dürfen. Drei wichtige Entdeckungen sind hierbei noch in Rechnung zu ziehen.

1) Den Bemühungen von Boveri und Weiss (1890) ist es endlich gelungen, das immer vergeblich gesuchte Harnorgan des Amphioxus aufzufinden. Es liegt dasselbe im Bereich des Kiemenkorbs und besteht aus zahlreichen, segmental angeordneten, flimmernden Drüsencanälchen.

Von diesen beginnt ein jedes mit mehreren Flimmertrichtern auf der Oberfläche des am Kiemendarm gelegenen Abschnitts der Leibeshöhle und durchsetzt in schräger Richtung die Rumpfwand, um nach kurzem Verlauf mit einer einzigen Oeffnung in den Peribranchialraum auszumünden. Da der Peribranchialraum des Amphioxus durch Faltenbildung des äusseren Keimblattes entsteht, liegen die Aussenmündungen der einzelnen Nierencanälchen hinter einander im Bereich der ursprünglichen Hautfläche des Körpers und sind erst nachträglich in einen besonderen Hohlraum gemeinschaftlich aufgenommen worden.

2) An das Harnorgan des Amphioxus bietet die Vorniere der cranioten Wirbelthiere Anknüpfungspunkte, wie sich aus Beobachtungen von Rückert, Felix etc. schliessen lässt. Rückert fand bei den Selachiern, Felix beim Hühnchen, dass die einzelnen, segmental angeordneten Vornierencanälchen mit dem äusseren Keimblatt vorübergehend eine Zeit lang direct in Verbindung treten. Beide Forscher vergleichen daher dieselben den Harncanälchen des Amphioxus und sind der Ansicht, dass die „Vorniere phylogenetisch ursprünglich aus segmentalen Canälchen zusammengesetzt gewesen sei, die von der Leibeshöhle direct auf die äussere Haut führten“.

Dass zwischen Hohlräumen des Körpers und der freien Oberfläche Durchbrechungen entstehen, ist eine nichts weniger als auffällige Erscheinung. Ich erinnere an das Darmrohr, in dessen Bereich an verschiedenen Stellen Oeffnungen, wie Mund und Kiemenspalten, gebildet werden. Noch häufiger sind Durchbrechungen der Leibeswand bei wirbellosen Thieren. Als solche entstehen die Oeffnungen an den Spitzen der hohlen Tentakeln der Actinien, an dem Ringgefäss der Medusen, die Canäle (Segmentalorgane), welche bei den Würmern aus der Leibeshöhle nach aussen führen und zur Entleerung der Geschlechtsproducte und Excrete dienen.

3) Aus einigen Beobachtungen, namentlich von Semon an Ichthyophis und Wiedersheim an Crocodilen, hat man gefolgert, dass die Vorniere sich ursprünglich weiter nach hinten, ja vielleicht über den ganzen Rumpf ausgedehnt habe. Nach einer besonders von Rückert befürworteten Hypothese besassen wahrscheinlich die Cranioten „im ganzen Rumpf ein Vornierensystem, welches aus segmentalen, mit dem Ektoblast verbundenen Mesoblastdivertikeln bestand (Amphioxusstadium). Diese Anlage kommt heute nur noch vorübergehend im vorderen Theil des Systems bei einigen Cranioten (Selachier, Huhn) zum Vorschein.“

Durch Verwerthung aller dieser Momente lässt sich folgende Ansicht von der Entstehung des Vornierenganges als wahrscheinlich begründen (Rückert).

Ein der Ableitung des Harns dienender Längscanal ist dadurch zu Stande gekommen, dass sich die einzelnen quer und getrennt verlaufenden, segmentalen Vornierencanälchen etwa in ihrer Mitte untereinander verbunden haben. Ein ähnlicher Vorgang ist bei Anneliden durch Hatschek nachgewiesen worden. Bei allen Wirbelthieren ist daher auch der Ort, wo sich der Vornierengang anlegt, der Zwischenraum zwischen äusserem und mittlerem Keimblatt. Das Sammelrohr hat später seine Querverbindungen nach aussen bis auf die hinterste Ausmündung und ebenso auch seine Verbindungen mit der Leibeshöhle mit Ausnahme der ganz vorn gelegenen Vornierencanälchen eingebüsst.

Die oben erwähnte Verschiedenheit in der Entwicklung des Vornierenganges zwischen Selachiern und Säugethieren einerseits und den übrigen Wirbelthieren andererseits ist dann so zu deuten, dass sich bei den ersteren noch ein Hinweis auf die ursprünglichen Verbindungen des Sammelrohrs mit der Hautoberfläche erhalten hat, während dies bei den übrigen nicht mehr der Fall ist. Es ist daher die von einigen Forschern gemachte Annahme aufzugeben, dass der Vornierengang bei den Selachiern und Säugethieren sich als Rinne am äusseren Keimblatt angelegt und zum Rohr dann abgeschnürt habe. Denn durch diese Annahme wird ein nicht zu erklärender Gegensatz mit den übrigen Wirbelthieren geschaffen, bei denen der Vornierengang ausser jeder Beziehung zum äusseren Keimblatt gebildet wird.

Die Hypothese, dass der Vornierengang als eine die Harncanälchen aufnehmende Längsrinne auf der Oberfläche der Haut angelegt werde, ist von Haddon und Beard aufgestellt worden.

Boveri vergleicht den Vornierengang dem Peribranchialraum des Amphioxus, ein Vergleich, der, abgesehen von anderen Schwierigkeiten, auch daran scheitert, dass bei den Wirbelthieren der Gang wahrscheinlich überhaupt nicht aus dem äusseren Keimblatt seinen Ursprung nimmt.

b) Die Urniere. (Wolff'scher Körper.) Der Urnieren- oder Wolff'sche Gang.

Nach Entstehung des Vornierensystems entwickelt sich bei allen Wirbelthieren nach Ablauf eines bald kürzeren, bald längeren Zeitintervalls eine noch umfangreichere, zur Harnsecretion dienende Drüse, die Urniere oder der Wolff'sche Körper. Frühzeitiger entwickelt sie sich dort, wo die Anlage der Vorniere von Anfang an nur eine rudimentäre ist, wie bei den Selachiern und Amnioten, relativ spät dagegen tritt sie bei denjenigen Wirbelthieren auf, bei denen die Vorniere vorübergehend zur Function gelangt, wie bei den Amphibien und Teleostiern.

Die Urniere legt sich unmittelbar nach hinten von den Vornierencanälchen an den folgenden Abschnitt des Vornierenganges an. Der letztere dient daher von jetzt ab auch für das neu entstehende Drüsenorgan als Ausführweg und kann somit auch als Urnieren- oder Wolff-scher Gang bezeichnet werden.

Wenn es heisst, eine Drüse entwickelt sich am Urnierengang, wird man zunächst daran denken, dass aus seiner Wand seitliche Sprossen hervorwachsen und sich verzweigen, wie es bei der Anlage von Drüsen aus dem äusseren oder dem inneren Keimblatt geschieht. Nichts Derartiges findet hier statt. Alle Beobachter — mit Ausnahme einiger älterer Forscher — stimmen vielmehr darin überein, dass die Drüsencanälchen der Urniere unabhängig vom Urnierengang auftreten. Ihr Mutterboden ist direct oder indirect das Epithel der Leibeshöhle, wie man in vielen Fällen, bei Cyclostomen, Selachiern, Amphibien und bei Amnioten, hat nachweisen können.

Es bilden sich, unmittelbar auf einander folgend, kurze Quercanälchen (Fig. 242 *sb*), die an ihrem einen Ende mit dem Epithel der Leibeshöhle zusammenhängen, mit dem anderen Ende, das eine Zeit lang blind geschlossen ist, sich mit dem in der Nähe vorbeiziehenden, etwas mehr lateral gelegenen Urnierengang (*wd*) in Verbindung setzen. Die Urniere

vergrössert sich allmählich von vorn nach hinten und erreicht dabei zu beiden Seiten des Darmgekröses eine grosse Ausdehnung, indem sie von der Lebergegend bis nahe zum hinteren Ende der Leibeshöhle herabreicht; sie gewinnt eine sehr zierliche, regelmässige Beschaffenheit, wie

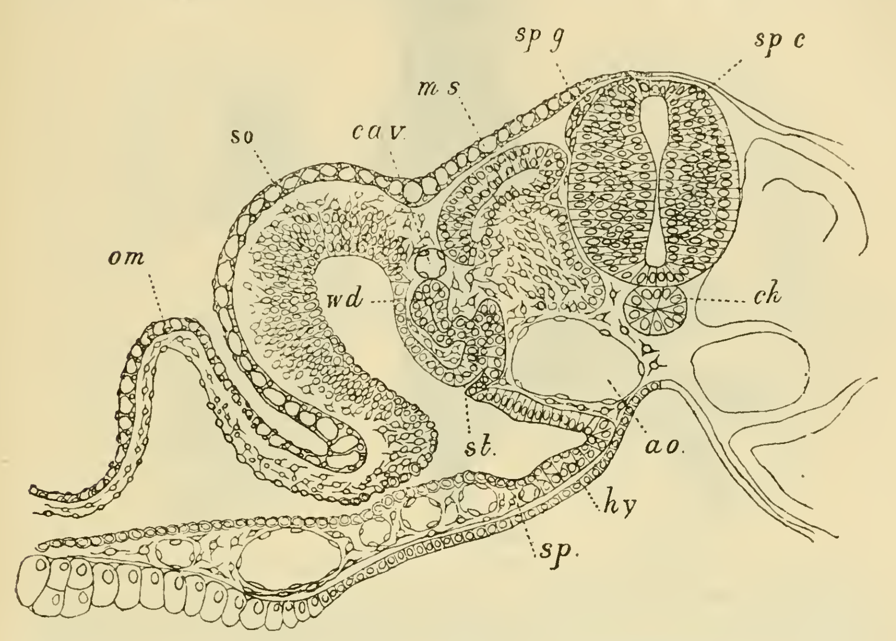


Fig. 242. **Querschnitt durch den Rumpf eines Entenembryo mit ungefähr 24 Mesoblastsomiten.** Nach Balfour.

Man sieht die vier ursprünglichen Keimblätter und die aus ihnen entstandenen Organe durch geringe Mengen embryonaler, sternförmige Zellen enthaltender Bindesubstanz, in welcher zugleich die Gerässanlagen eingeschlossen sind, von einander getrennt.

om Amnionfalte; *so* Hautfaserblatt; *sp* Darmfaserblatt; *wd* Wolff'scher Gang; *sb* Urnierencanälchen; *cav* Cardinalvene; *ms* Muskelplatte; *sp.g* Spinalganglion; *sp.c* Rückenmark; *ch* Chorda; *ao* Aorta; *hy* inneres Keimblatt.

die Abbildung eines 25 Tage alten Hundeembryo zeigt (Fig. 243 *un*); sie kann als eine kammförmige Drüse bezeichnet werden, zusammengesetzt aus einem lateral in einiger Entfernung vom Mesenterium gelegenen, längsverlaufenden Sammelrohr und medianwärts ansitzenden, kurzen Querästchen, die wir als Urnierencanälchen bezeichnen wollen.

Während über die Herkunft der Urnierencanälchen aus dem mittleren Keimblatt ein Zweifel nicht mehr bestehen kann, lauten die Angaben über die Art und Weise ihrer Entstehung noch verschieden. Nach den grundlegenden Untersuchungen von Semper nahm man fast allgemein an, dass die Urnierencanälchen in metamerer Folge an der dorsalen Wand der Leibeshöhle aus ihrem Epithelüberzug sich ausstülpen oder als solide Sprosse hervorwachsen, ähnlich wie Drüsenschläuche aus dem äusseren oder inneren Keimblatt entstehen.

Diese Ansicht ist nach den neueren Untersuchungen von Sedgwick, Wijhe, Rückert u. A. für die Selachier und die drei höheren Wirbelthierclassen nicht mehr zutreffend. Hier steht die Entwicklung der Urnierencanälchen mit der Entwicklung der Ursegmente in enger Beziehung.

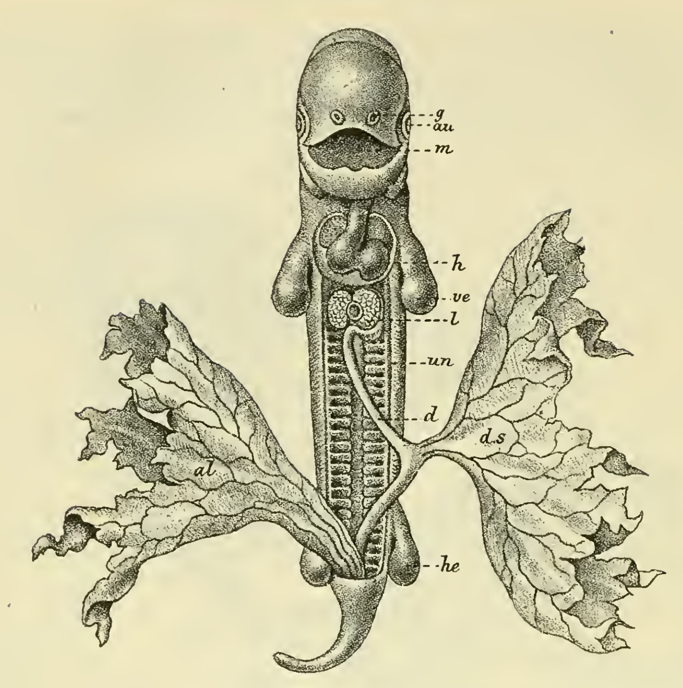


Fig. 243. **Embryo eines Hundes von 25 Tagen. 5mal vergrössert, gestreckt und von vorn gesehen.** Nach BISCHOFF.

d Darmrohr. *ds* Dottersack. *al* Allantois, Harnsack. *un* Urniere. *l* die beiden Leberlappen mit dem Lumen der Vena omphalomesenterica dazwischen. *ve*, *he* vordere, hintere Extremität. *h* Herz. *m* Mund. *au* Auge. *g* Geruchsgrübchen.

Wenn diese sich von den Seitenplatten schärfer abzutrennen beginnen, entsteht an der Abschnürungsstelle ein dünner Stiel, der noch eine Zeit lang einen Zusammenhang zwischen beiden Theilen vermittelt (Fig. 244 *vb*). Bei den Selachiern besitzt er eine kleine Höhle, welche die Ursegmenthöhle mit der Leibeshöhle verbindet. Bei den Amnioten ist er solid (Fig. 239). Da hier ausserdem die hinter einander gelegenen Stränge dicht zusammengedrängt sind, erscheinen sie wie eine zusammenhängende, zwischen Ursegment und Seitenplatte hineingeschobene Zellenmasse, deren schon früher unter dem Namen der Mittelplatte Erwähnung geschah. Wegen ihrer Beziehung zu den Urnierencanälchen wird die Mittelplatte auch als Urnierenblastem bezeichnet. Den schon früher beschriebenen Urnierengang sieht man dicht an den Verbindungsstielen der Ursegmente lateral von ihnen seinen Weg nehmen. Jeder Verbindungsstiel nun, welchen RÜCKERT geradezu ein Nephrotom nennt im Gegensatz zum übrigen Theil des Ursegments, der die Muskelplatte (Myotom) und das Zellenmaterial für das skeletogene Gewebe (Sclerotom) liefert, wandelt sich späterhin zu einem Urnierencanälchen um. Während sein eines Ende mit der Leibeshöhle verbunden bleibt, trennt sich das andere vom Ursegment ab (Fig. 245 uk^1), legt sich dann dicht an den Urnierengang an, verschmilzt mit seiner Wand und öffnet sich in ihn. Auf dem Schema (Fig. 245) ist rechts die Ablösung des Verbindungsstiels von dem Ursegment, links die Verschmelzung des abgelösten Endes mit dem Urnierengang dargestellt. Dieser ganzen Entstehungsweise nach ist die Urniere

ein von vornherein segmental angelegtes Organ. Denn wie bei den Selachiern am besten zu verfolgen ist, entwickelt sich je ein Urnierencanälchen in je einem Segment.

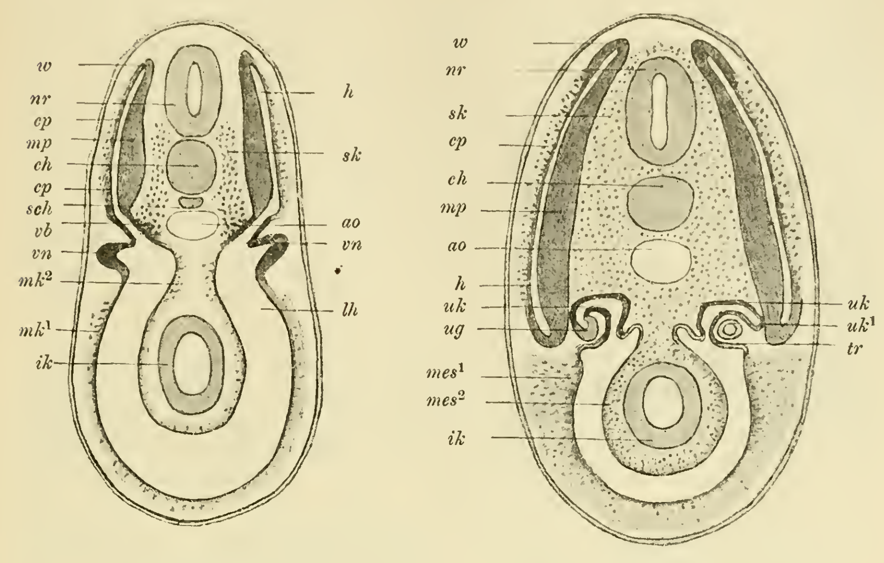


Fig. 244. Fig. 245.

Fig. 244 u. 245. **Schemata von Querschnitten durch jüngere und ältere Selachierembryonen zur Veranschaulichung der Entwicklung der hauptsächlichsten Producte des mittleren Keimblattes.** Mit einigen Abänderungen nach WIJHE.

Fig. 244. **Querschnitt durch die Gegend der Vorniere von einem Embryo, bei welchem die Muskelsegmente** (*mp*) **im Begriff stehen, sich abzuschnüren.**

Fig. 245. **Querschnitt durch einen etwas älteren Embryo, bei welchem sich die Muskelsegmente eben abgeschnürt haben.**

nr Nervenrohr. *ch* Chorda. *ao* Aorta. *sch* subchordaler Strang. *mp* Muskelplatte des Ursegments. *w* Wachsthumszone, an welcher die Muskelplatte in die Cutisplatte (*cp*) umbiegt. *cp* Cutisplatte. *vb* Verbindungsstück des Ursegments mit der Leibeshöhle, aus welchem sich u. a. die Urnierencanälchen (Fig. 245 *uk*) entwickeln. *sk* skeletogenes Gewebe, das durch Wucherung aus der medianen Wand des Verbindungsstückes *vb* entsteht. *vn* Vorniere. mk^1, mk^2 parietales und viscerales Mittelblatt, aus deren Wandungen sich Mesenchym entwickelt. *lh* Leibeshöhle. *ik* Darmdrüsenblatt. *h* Höhle des Ursegments. *uk* Urnierencanälchen, aus dem Verbindungsstück *vb* des Schema Fig. 244 entstanden. uk^1 Stelle, von der sich das Urnierencanälchen vom Ursegment abgelöst hat. *ug* Urnierengang, mit dem sich rechterseits das Urnierencanälchen verbunden hat. *tr* Verbindung des Urnierencanälchens mit der Leibeshöhle (Nierentrichter). mes^1, mes^2 Mesenchym, das aus dem parietalen und visceralen Mittelblatt entstanden ist.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren sind die Verbindungsstiele der Ursegmente mit den Seitenplatten solide Zellenstränge (Nephrotome, Urnierenstränge). Erst wenn sie sich von den Ursegmenten abgetrennt und anstatt dessen mit dem Urnierengang wieder verbunden haben, erhalten sie eine kleine Höhlung im Innern (Fig. 242 *sb*); auch werden sie jetzt deutlicher als gesonderte Canäle erkennbar, indem sie weiter auseinandergerückt und durch schärfere Contouren gegen das umgebende Gewebe abgesetzt sind.

Wenn für die Amnioten oft angegeben wird, dass sich bei ihnen die Urnierencanälchen aus der Mittelplatte oder aus einem Urnierenblastem „herausdifferenziren“, so ist hierbei im Auge zu behalten, dass es sich hierbei nicht um eine Neubildung aus einem ungesonderten Zellenmaterial handelt. Die sogenannte Mittelplatte wird gleich bei ihrer Entstehung in der oben angegebenen Weise in segmental angeordnete Stränge gesondert, welche sich weiterhin in die Urnierencanälchen umbilden. Das Herausdifferenziren aus einem Blastem ist also hier wie in den meisten Fällen aufzufassen als ein Deutlichwerden bereits angelegter Structuren in einer Zellenmasse, welche nur für unsere Unterscheidungsmittel ungesondert erscheint. Bei einigen Wirbelthieren (Ichthyophis, Lacerta etc.) trennen sich die Nephrotome von den Seitenplatten früher als von den Ursegmenten ab,. so dass sie dann als Auswüchse der letzteren erscheinen (Semon, Strahl). Wenn hierauf auch noch die Sonderung von den Ursegmenten erfolgt ist, stellen sie vorübergehend geschlossene Säckchen dar. Diese treten zuletzt mit dem Vornierengang in Verbindung.

Bald nach ihrer Verbindung mit dem Urnierengang beginnen die einzelnen Urnierencanälchen etwas in die Länge zu wachsen, sich dabei S-förmig aufzuwinden und in drei Abschnitte zu sondern. Der mittlere Abschnitt weitet sich bläschenartig aus und gestaltet sich zu einer Bowman'schen Kapsel um. An diese treten von den in der Nähe der Urniere vorbeiziehenden, primitiven Aorten einzelne Querästchen heran und lösen sich in ein Büschel von Capillaren auf. Der Blutgefässknäuel oder Glomerulus wächst nun in das Epithelbläschen hinein, dessen mediale Wand er vor sich hertreibt und in das Innere einstülpt. Hierbei werden am eingestülpten Wandtheil die Epithelzellen stark abgeplattet, während sie auf der entgegengesetzten Seite hoch und cubisch bleiben. Ein derartiges Gebilde, das aus einem Gefässknäuel und der umhüllenden Bowman'schen Kapsel besteht, nennen wir ein Malpighi'sches Körperchen, ein Organ, das für die Urniere und die bleibende Niere der Wirbelthiere überaus bezeichnend ist.

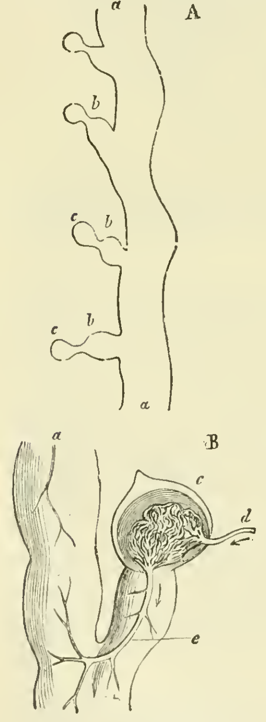


Fig. 246. Theile der Urniere von Myxine. Nach J. Müller.
a Urnierengang. *b* Urnierencanälchen. *c* Glomerulus. *d* eintretende, *e* austretende Arterie.
B ein Theil von *A*, stärker vergrössert.

Ausser dem erweiterten, mittleren Theil ist an jedem Urnierencanälchen noch zu unterscheiden erstens ein engeres Verbindungsstück mit dem Urnierengang, welches mehr und mehr in die Länge wächst, und zweitens ein kürzeres Verbindungsstück mit der Leibeshöhle. Letzteres bildet sich in den einzelnen Wirbelthierclassen in verschiedener Weise um. Bei einigen, wie bei vielen Selachiern, behält es seinen ursprünglichen Zusammenhang mit der Leibeshöhle auch beim ausgewachsenen Thiere bei und beginnt am Bauchfell mit einer von Flimmerzellen umgebenen Oeffnung, die von Semper entdeckt und als Nierentrichter oder Nephrostom bezeichnet worden ist. Die Einrichtung erinnert an

die ähnlichen Gebilde, welche die Excretionsorgane der gegliederten Würmer besitzen. Bei den meisten Wirbelthieren indessen kommt es nicht mehr zur Entwicklung besonderer Nierentrichter, da sich die Urnierencanälchen alsbald nach ihrer Entstehung von dem Epithel der Leibeshöhle ebenso wie von den Ursegmenten vollständig ablösen und dadurch jede Beziehung zur Leibeshöhle verlieren.

Eine Urniere in der einfachen Form, wie sie entwicklungsgeschichtlich zuerst angelegt wird, erhält sich dauernd nur bei Bdellostoma, einem Vertreter der Cyclostomen. Sie besteht hier, wie schon Johannes Müller gezeigt hat, aus einem langgestreckten Canal (Fig. 246 *A* u. *B*, *a*) und kurzen Quercanälchen (*b*), die in kleinen Abständen in ihn einmünden. Letztere hängen nicht mehr mit der Leibeshöhle durch einen Nierentrichter zusammen und schliessen an ihrem blinden, durch eine Einschnürung etwas abgesetzten Ende (Fig. 246 *B*, *c*) einen Blutgefässknäuel ein.

Bei allen übrigen Wirbelthieren bildet sich die Urniere zu einem voluminöseren und complicirter gebauten Organ um. Es beginnen nämlich die zuerst kurzen, in querer Richtung zum Urnierengang verlaufenden Canälchen stärker in die Länge zu wachsen und sich dabei in zahlreiche Windungen aufzuschlängeln (Fig. 247 *s.t*). Ausserdem kommt es zur

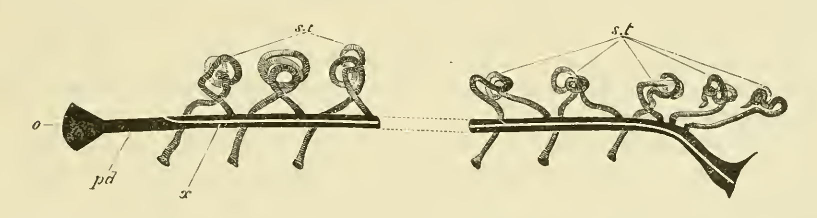


Fig. 247. **Schema des ursprünglichen Zustandes der Niere beim Selachierembryo.**
pd Urnierengang, der sich bei *o* in die Leibeshöhle und am anderen Ende in die Cloake öffnet. *x* Linie, längs welcher sich vom Urnierengang der am Schema nach unten gelegene Müller'sche Gang abtheilt. *st* Urnierencanälchen, die einerseits in die Leibeshöhle, anderseits in den Urnierengang münden.

Entstehung neuer Urnierencanälchen zweiter und dritter Ordnung. Auch diese bilden sich wieder ganz unabhängig vom Urnierengang dorsal von den zuerst entstandenen Quercanälchen; sie nähern sich mit ihrem blinden Ende dem primären Harncanälchen und vereinigen sich mit seinem Endabschnitt, welcher sich auf diese Weise zu einem Sammelrohr umwandelt. Gleichzeitig legt sich an einem jeden von ihnen auch ein Malpighi'sches Körperchen an.

Ueber die Anlage der secundären und tertiären Urnierencanälchen scheinen mir, zumal für die höheren Wirbelthiere, noch eingehendere Untersuchungen wünschenswerth zu sein. Bei den Selachiern ist nach den auch von anderer Seite bestätigten Angaben von Balfour das Epithel der bereits bestehenden Malpighi'schen Knäuel der Ausgangspunkt einer Wucherung. Zellsprossen wachsen aus ihnen hervor und den vor ihnen gelegenen Harncanälchen entgegen, mit denen sie mit ihrem blinden Ende verschmelzen. Nachdem diese Verbindung erfolgt ist, lösen sie sich mit ihrem anderen Ende von ihrem Mutterboden ab.

Durch die Entwicklung von zusammengesetzten Harncanälchen, deren einzelne Zweige mit je einem Malpighi'schen Körperchen versehen sind, gewinnt die Urniere eine complicirtere Structur. Die Structur ist aber keine gleichmässige in allen Abschnitten; gewöhnlich findet sich bei den meisten Wirbelthieren das Verhältniss durchgeführt, dass der vorderste Theil, der später zu den Geschlechtsdrüsen in Beziehung tritt, einfache Canälchen behält, und dass nur der hintere Theil durch Bildung secundärer und tertiärer Anlagen in eine zusammengesetztere Form übergeht.

Je mehr die Urniere mit der Schlängelung ihrer Canälchen und ihrer weiteren Differenzirung an Volum zunimmt, um so mehr grenzt sie sich von ihrer Umgebung ab und tritt aus der Rumpfwand als deutlich gesondertes Organ in die Leibeshöhle hervor, wo sie zu beiden Seiten des Darmgekröses ein vorspringendes Band bildet (Fig. 250 *WK*).

Auf einem Querschnitt kann man dann auch bei menschlichen Embryonen (Nagel) zwei deutlich gesonderte Abschnitte an einem Harncanälchen unterscheiden, 1) einen weiteren, der mit der Bowman'schen Kapsel beginnt und mit grossen, protoplasmareichen Epithelzellen ausgekleidet ist, und 2) einen engeren Abschnitt mit kleinen, cubischen Elementen. Letzterer ist das Sammelrohr, das sich mit anderen Sammelröhren vor der Einmündung in den Urnierengang verbindet; dem erstgenannten Abschnitt dagegen kommt wohl allein eine secretorische Function zu, wie er denn auch zur Zeit der höchsten Entwicklung des Wolff'schen Körpers am besten ausgebildet ist. Auch die Malpighi'schen Knäuel erreichen zu dieser Zeit bei menschlichen Embryonen eine auffallende Grösse (Nagel).

Das fernere Schicksal der Urniere ist in den einzelnen Wirbelthierclassen ein sehr verschiedenes. Bei den Anamnia, d. h. bei den Fischen und Amphibien, wird die Urniere zum bleibenden Harnorgan, durch welches die Excrete des Körpers entleert werden; ausserdem aber gewinnt sie auch noch Beziehungen zum Geschlechtsapparat, auf welche ich indess erst später näher eingehen werde. Bei Vögeln und Säugethieren dagegen fungirt die Urniere nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens; bald nach ihrer Anlage erfährt sie schon tief eingreifende Rückbildungen und bleibt schliesslich nur theilweise erhalten, soweit sie in den Dienst des Geschlechtsapparates tritt und, wie wir ebenfalls erst später sehen werden, zur Ausführung der Geschlechtsproducte mit verwendet wird.

c) Die Niere.

Die Ausscheidung des Harns übernimmt bei den höheren Wirbelthieren eine dritte, am hinteren Endstück des Urnierenganges sich anlegende Drüse: die bleibende Niere. Ihre Bildungsgeschichte, welche von der der Urniere zuerst abzuweichen scheint, bereitet der Untersuchung grössere Schwierigkeiten. Seit der grundlegenden Abhandlung von Kupffer sind zahlreiche Arbeiten erschienen, unter welchen besonders diejenigen von Braun, Riedel und Sedgwick, von Emery, Riede und Wiedersheim hervorzuheben sind.

Alle Forscher stimmen darin überein, dass sich zuerst in der von Kupffer entdeckten Weise am Ende des Urnierengangs, aus seiner dorsalen Wandung eine Ausstülpung bildet, der Harnleiter oder Ureter. Er wird beim Hühnchen schon am Anfang des dritten Tages der Be-

brütung angelegt (Sedgwick), dann wächst er nach vorn in die Länge, eingehüllt in ein zellenreiches Gewebe, welches die bindegewebigen Bestandtheile der Niere liefert (Wiedersheim). Der hierfür vielfach gebrauchte Name „Nierenblastem" ist daher durch die zutreffendere Bezeichnung „Nierenmesenchym" zu ersetzen.

Der Harnleiter weitet sich hierauf an seinem blinden Ende etwas aus und liefert den bei den Säugethieren als Nierenbecken bezeichneten Abschnitt. Aus ihm gehen durch Sprossung die Nierenkelche und aus diesen durch weiter fortgesetzte Sprossung und Theilung die Ausflussröhren (Ductus papillares) und Sammelröhren hervor.

Ueber den weiteren Verlauf der Nierenentwicklung stehen sich zwei Ansichten gegenüber. Nach der älteren Ansicht, die neuerdings wieder in Golgi und Sedgwick Minot (siehe dessen Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte, S. 526) ihre Vertheidiger gefunden hat, soll sich aus dem Harnleiter das ganze Canalsystem der Niere nach Art des gewöhnlichen Drüsenwachsthums bilden. Es sollen also aus den Sammelröhren auch die Henle'schen Schleifen, die gewundenen Harncanälchen etc. hervorsprossen. Nach der zweiten Ansicht dagegen, die namentlich von neueren Embryologen aufgestellt worden ist, von Semper, Braun, Fürbringer, Sedgwick und Balfour, entwickelt sich die bleibende Niere aus zwei getrennten Anlagen, die erst secundär in Beziehung zu einander treten: die Marksubstanz mit ihren Sammelröhren aus dem Harnleiter, die Rindensubstanz dagegen mit den gewundenen Canälchen und den Henle'schen Schleifen aus einer besonderen Anlage. Nach dieser Ansicht würde demnach eine Uebereinstimmung stattfinden zwischen der Entwicklung der Niere und der Urniere, insofern bei letzterer der Urnierengang und die Urnierencanälchen ja auch getrennt entstehen, um erst später secundär durch Verwachsung zu einander in Beziehung zu treten. Die hier angedeutete Uebereinstimmung ist ein nicht unwichtiger Grund, der zweiten vor der ersten Ansicht den Vorzug zu geben, abgesehen davon, dass alle neueren Untersuchungen von Emery, Riede, Hoffmann und Wiedersheim zu ihren Gunsten ausgefallen sind.

Was den genaueren Sachverhalt anbetrifft, so ist derselbe beim Hühnchen nach den Untersuchungen von Sedgwick, welche Balfour bestätigt hat, folgender: Es wächst der durch Ausstülpung aus dem Ende des Urnierenganges entstandene Harnleiter in die Mittelplatte hinein und zwar in denjenigen Abschnitt, welcher am Ende des Wolff'schen Körpers in der Gegend des 31. bis 34. Ursegmentes gelegen ist. Hier ist die Mittelplatte in starker Wucherung begriffen und liefert eine kleinzellige Masse, die man als die Nierenanlage bezeichnen kann. Die Anlage bildet sich nun aber zur Niere nicht gleich an Ort und Stelle um, sondern erfährt, nachdem der Harnleiter in sie hineingedrungen ist, zuvor eine recht beträchtliche Lageveränderung; sie wächst nebst Harnleiter dorsal von der Urniere weiter nach vorn, wobei sie sich allmählich vergrössert, und beginnt erst, wenn sie in diese neue Lage gekommen ist, die inneren Differenzirungen zu zeigen. Man sieht dann, wie in der kleinzelligen Masse gewundene Canälchen immer deutlicher hervortreten und wie in ihrer Wandung Malpighi'sche Körperchen angelegt werden. Die so selbständig entstandenen Canälchen der Rinde setzen sich dann allmählich mit den Sammelröhren in Verbindung, die aus dem Ende des Harnleiters hervorgewachsen sind.

In ähnlicher Weise sind bei den Reptilien durch Hoffmann und Wiedersheim, bei den Säugethieren durch Emery und Riede epitheliale

Zellenstränge und „Nierenbläschen“ beobachtet worden, die, im Nierenmesenchym eingeschlossen, von den aus dem Ureter hervorgewucherten Sammelröhren scharf getrennt waren.

Nach RIEDE treten in der Nierenanlage des Schafs getrennt von den T-förmigen Enden der Sammelröhren in den Winkeln, welche die horizontalen Schenkel des T gegen den verticalen bilden, epitheliale Zellenhaufen auf, welche sich zu Blasen erweitern und die Anlagen der Ampullen oder BOWMAN'schen Kapseln sind. Die dem verticalen Schenkel des T abgewendete Wand der Blase verdickt sich unter Schichtung ihres Epithels und senkt sich ein, so dass das Bläschen Sichelform erhält. An der concaven Seite der Sichel tritt der Glomerulus auf in Gestalt einer rundlichen Zellengruppe. Die Verbindung dieser Anlage mit dem Sammelrohr entsteht durch eine Hohlsprosse der Ampulle, welche geknickt dem blinden Ende des horizontalen T-Schenkels entgegenwächst. Alsdann eröffnen sich beide Blindsäcke in einander. Aus dem Hohlspross der Ampulle, die selbst zur BOWMAN'schen Kapsel wird, entwickelt sich die gesammte Anlage des gewundenen Harncanälchens (RIEDE, RÜCKERT).

Woher stammen nun diese isolirt auftretenden Drüsencanälchen? Wahrscheinlich leiten sie sich vom hintersten Abschnitt der Urniere (WIEDERSHEIM) oder von weiter rückwärts gelegenen Zellsträngen des mittleren Keimblattes her, die sich mehr nach vorn in Urnierencanälchen umgebildet haben. Es könnte demnach die Niere als eine jüngere, reicher entwickelte Generation von Urnierencanälchen aufgefasst werden.

nn

n

l

hl

Fig. 248. **Niere und Nebenniere eines menschlichen Embryo am Ende der Schwangerschaft.**
nn Nebenniere. *n* Niere. *l* Lappen der Niere. *hl* Harnleiter.

Das voluminös gewordene Organ, welches bald die Urniere an Grösse überflügelt hat, ist Anfangs aus einzelnen, durch tiefe Furchen getrennten Lappen zusammengesetzt (Fig. 248). Die Lappung bleibt bei den Reptilien, Vögeln und einzelnen Säugethieren (Cetaceen) dauernd erhalten. Bei den meisten Säugethieren jedoch verschwindet sie, ebenso wie beim Menschen (bei dem letzteren bald nach der Geburt). Die Oberfläche der Niere gewinnt eine vollständig glatte Beschaffenheit; nur noch die innere Structur (MALPIGHI'sche Pyramiden) weist auf die Zusammensetzung aus einzelnen, ursprünglich auch äusserlich gesonderten Abschnitten hin.

Der Uebersichtlichkeit halber wurde die Entwicklung der drei Abschnitte: der Vorniere, Urniere und bleibenden Niere, bisher im Zusammenhang besprochen. Dabei wurden andere Vorgänge einstweilen ausser Acht gelassen, welche sich gleichzeitig in der Umgebung der Urnierenanlage abspielen. Sie betreffen die Ausbildung des MÜLLER'schen Ganges, der Geschlechtsorgane und der Nebenniere.

d) Der MÜLLER'sche Gang.

Der MÜLLER'sche Gang ist ein Canal, der bei den Embryonen der meisten Wirbelthiere (Selachier, Amphibien, Reptilien, Vögel und Säuge-

thiere) ursprünglich parallel und dicht neben dem Urnierengang vorgefunden wird, ein Canal, der sich in gleicher Weise bei beiden Geschlechtern anlegt, aber später in jedem eine verschiedene Verwendung findet. Er nimmt bei niederen Wirbelthieren seine Entstehung aus dem Urnierengang, was am leichtesten bei den Selachiern (Semper, Balfour, Hoffmann) zu verfolgen ist. Hier weitet sich der Urnierengang aus, erhält auf dem Querschnitt (Fig. 249 4) eine ovale Form und gewinnt an seiner dorsalen (*sd*) und ventralen Hälfte (*od*), welche letztere an das Peritonealepithel unmittelbar angrenzt, eine verschiedene Beschaffenheit. An der dorsalen Hälfte münden die Urnierencanälchen ein, während ventralwärts sich die Wand bedeutend verdickt. Hierauf erfolgt eine Trennung der beiden Theile, die in geringer Entfernung vom vorderen Ende beginnt (Querschnitt 3—1) und nach hinten bis zur Einmündungsstelle in den Enddarm fortschreitet. Das dorsal gelegene Spaltungsproduct ist der bleibende Urnierengang (*wd*); er zeigt ursprünglich ein weiteres Lumen und nimmt die Harncanälchen auf (Fig. 247 *st*). Ventral zwischen ihm und dem Epithel der Leibeshöhle liegt der Müller'sche Gang (Fig. 249 *od* und 247), der zuerst nur wenig durchgängig ist, später sich aber viel bedeutender ausweitet. Beim Spaltungsprocess wird ihm das vordere Anfangsstück des primären Canals (Fig. 247 *pd*) zugetheilt, welches auf Seite 344 als Vorniere beschrieben wurde und durch einen Flimmertrichter (Fig. 247 *o*) in die Leibeshöhle ausmündet. Der Flimmertrichter wird zum Ostium abdominale tubae.

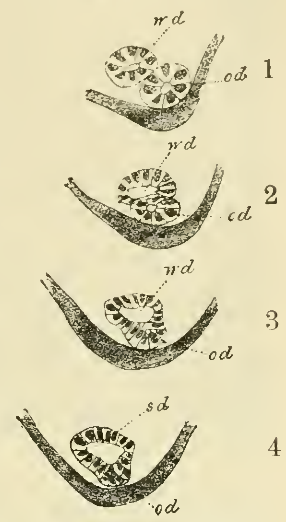


Fig. 249. **Vier Querschnitte durch den vorderen Abschnitt des Urnierengangs eines weiblichen Embryo von Scyllium canicula.** Nach Balfour.

Die Abbildung zeigt, wie sich vom Urnierengang *sd* und *wd* der Müller'sche Gang *od* abspaltet.

Auch bei den Amphibien entwickelt sich der Müller'sche Gang durch Abspaltung vom Urnierengang (Fürbringer, Hoffmann) mit Ausnahme des vorderen Endes, welches die in die Leibeshöhle führende Oeffnung trägt. Zur Bildung des letzteren dient ein kleiner, unmittelbar an die Vorniere angrenzender Bezirk des Epithels der Leibeshöhle, welches sich verdickt, indem seine Zellen Cylinderform annehmen. Das verdickte Epithel senkt sich zu einer Rinne ein und schnürt sich darauf vom umgebenden Gewebe zu einem kurzen Trichter ab, der vorn durch eine weite Oeffnung mit der Leibeshöhle in Verbindung bleibt, nach hinten aber sich in den durch Abspaltung entstandenen Theil des Müller'schen Ganges fortsetzt. Die Vornierencanälchen und der Glomerulus bilden sich zurück.

Die Entstehung des Müller'schen Ganges durch Abspaltung vom Urnierengang kann indessen noch nicht als bei den Amphibien ganz sichergestellt betrachtet werden. Denn für Ichthyophis gibt Semon in seiner neuesten, wichtigen Abhandlung über das Urogenitalsystem an, dass hier die Müller'schen Gänge „ohne jede Beziehung zu irgend einem Theil der Vorniere und des Vornierengangs dorsal von diesen Bildungen aus einer faltenförmig vorspringenden Peritonealwucherung ihren Ursprung nehmen“.

Die Spaltung des einfachen Urnierenganges in zwei dicht neben einander gelegene Canäle ist ein eigenthümlicher Vorgang, der nur verständlich wird unter der Voraussetzung, dass der Urnierengang eine doppelte Function besessen hat. Wahrscheinlich diente er ursprünglich sowohl zur Ausführung des von den Urnierencanälchen gelieferten Secretes, als auch nahm er durch seine Vornierentrichter aus der Leibeshöhle die bei der Reife in sie entleerten Geschlechtsproducte, Eier oder Samenfäden, auf und leitete sie nach aussen. Aehnliches beobachtet man häufig bei wirbellosen Thieren, z. B. in verschiedenen Abtheilungen der Würmer, bei denen auch die Segmentalcanäle, welche die Leibeswand durchbohren, sowohl Excrete des Körpers als auch die Geschlechtsproducte nach aussen befördern. Bei den Wirbelthieren ist dann eine jede der zwei Functionen auf einen besonderen Canal übertragen worden, von denen der eine die Verbindung mit der Leibeshöhle verliert, dagegen mit den queren Urnierencanälchen in Zusammenhang bleibt, der andere die Flimmertrichter der Vorniere zugetheilt erhält und so zur Ausführung der Geschlechtsproducte (Eier) geeignet wird.

Bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren ist die Entwicklungsweise des MÜLLER'schen Ganges noch Gegenstand wissenschaftlicher Controverse. Die meisten Beobachter (WALDEYER, BRAUN, GASSER, JANOSIK, MIHALKOVICS u. A.) geben an, in keiner Zeit eine Abspaltung vom Urnierengang beobachtet zu haben. Nach ihrer Darstellung, die auch in den neuesten Untersuchungen von WIEDERSHEIM und HOFFMANN bestätigt wird, entsteht bei Reptilien, Vögeln und Säugethieren der MÜLLER'sche Gang ganz selbständig als eine Neubildung zu einer Zeit, wo die Urniere schon weiter ausgebildet ist und einen in die Leibeshöhle vorspringenden, bandartigen Körper (die Urnierenfalte) darstellt (Fig. 250). Man sieht dann im vorderen Bereiche und an der lateralen Fläche der Falte, wie das Epithel der Leibeshöhle in einem kleinen Bezirk (a') in auffallender Weise verdickt und aus Cylinderzellen zusammengesetzt ist, während es sonst aus abgeplatteten Zellen besteht. Die verdickte Epithelparthie senkt sich trichterförmig in die Tiefe und legt sich an den in der Nähe befindlichen Urnierengang (y) dicht an. Von hier aus wächst das blinde Ende

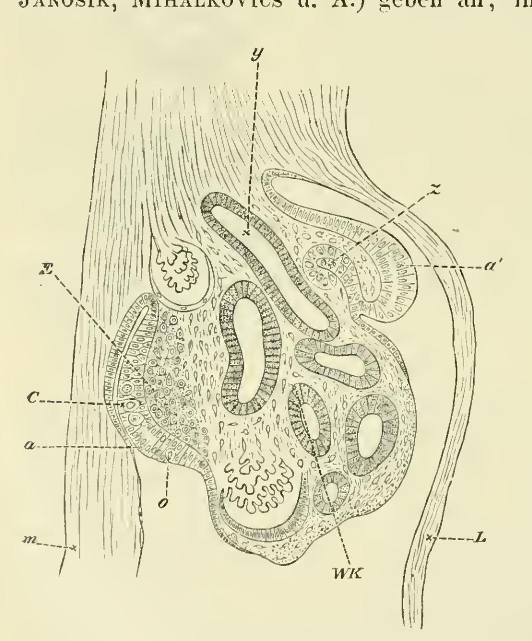


Fig. 250. Querschnitt durch die Urniere, die Anlage des Müller'schen Ganges und die Keimdrüse beim Hühnchen vom vierten Tage. Nach WALDEYER. Vergr. 160.

m Mesenterium. *L* Rumpfplatte. *a'* die Gegend des Keimepithels, von welcher sich das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges (*z*) eingestülpt hat. *a* verdickte Parthie des Keimepithels, in welcher die primären Keimzellen *C* und *o* liegen. *E* modificirtes Mesenchym, woraus das Stroma der Keimdrüse gebildet wird. *WK* Urniere. *y* Urnierengang.

des Trichters, wie meistens angegeben wird, selbständig durch Wucherung seiner Zellen nach rückwärts aus und lässt einen soliden Strang entstehen, der unmittelbar zwischen dem Urnierengang und dem hier etwas verdickten Peritonealepithel gelegen ist. Es wird nun der durch Einstülpung entstandene Trichter zum Ostium abdominale tubae, der solide Zellenstrang aber, der sich bald aushöhlt und nach hinten endlich in die Cloake einmündet, zum Müller'schen Gang.

Wenn die eben gegebene Darstellung in allen Einzelheiten richtig ist, so würden die Müller'schen Gänge bei den Anamnia und bei den Amnioten, obwohl sie dieselbe Lage, Form und Function besitzen, doch keine gleichwerthigen Organe sein, da ihre Entwicklung eine verschiedene ist. Denn der eine spaltet sich vom Urnierengang ab, der andere legt sich neu durch Einstülpung vom Peritonealepithel aus an.

Ein derartiges überraschendes Endergebniss erscheint aus vergleichend-anatomischen Gründen etwas unwahrscheinlich; es wird daher entweder die Abspaltungslehre oder die Lehre von der Neubildung des Müller'schen Ganges durch Einfaltung in Zukunft noch eine Correctur erfahren. Bei diesem Stand der Dinge verdient der von einigen Forschern gemachte Versuch Beachtung, nach welchem sich die Befunde bei den Amnioten doch auf diejenigen der Anamnia zurückführen lassen. Es würde der Fall sein, wenn sich die Angaben von Balfour und Sedgwick, die allerdings von anderer Seite in Abrede gestellt werden (Janosik u. A.), bestätigen sollten.

Bei den Selachiern sind, wie wir oben gesehen haben, am Müller'schen Gang zwei verschiedene Abschnitte zu unterscheiden, ein vorderer, welcher die verkümmerte Vorniere ist und die Tubenöffnung trägt, und ein hinterer, welcher sich durch Abspaltung vom Urnierengang anlegt. Eine derartige doppelte Entstehung suchen Balfour und Sedgwick auch für den Müller'schen Gang beim Hühnchen nachzuweisen. Den durch Einstülpung des Peritonealepithels gebildeten Theil (Fig. 250 *z*) deuten sie als Vorniere. Eine Aehnlichkeit mit einer solchen finden sie darin, dass dieser Theil nach ihren Untersuchungen nicht aus einer einfachen Einstülpung des Peritonealepithels, sondern aus drei hinter einander gelegenen, offenen Einstülpungen besteht, welche durch leistenförmige, sich später aushöhlende Epithelverdickungen verbunden sind (Fig. 251 *gr* 2, *gr* 3, *r* 2).

Daraus geht ein schwach gewundener, kurzer Gang hervor, der durch 3 Oeffnungen in die Leibeshöhle mündet.

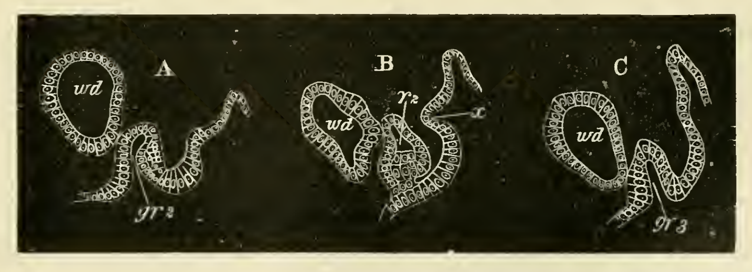


Fig. 251. **Querschnitte durch zwei Peritonealeinstülpungen, aus denen der vordere Abschnitt des Müller'schen Ganges (die Vorniere) des Hühnchens hervorgeht.** Nach Balfour und Sedgwick.

A ist der elfte, *B* der fünfzehnte, *C* der achtzehnte Schnitt der ganzen Serie. *gr 2, 3* zweite, dritte Furche: *r 2* zweite Leiste; *wd* Wolff'scher Gang.

Wenn diese Deutung richtig ist, so muss die vorderste Anlage des Excretionssystems vom Hühnchen, die auf Seite 345 als Vorniere beschrieben wurde, eine Lageveränderung erfahren und mit dem Auftreten des Wolff'schen Körpers sich an diesem etwas nach hinten verschoben haben. Solange diese Lageveränderung durch das Studium von Zwischenstadien nicht erwiesen ist, entbehrt die Deutung, so wahrscheinlich sie uns auch zu sein dünkt, noch der thatsächlichen Begründung.

Was ferner den hinteren, längeren Abschnitt des Müller'schen Ganges betrifft, so lässt ihn Sedgwick im Gegensatz zu der oben gegebenen Darstellung durch Abspaltung vom Urnierengang aus entstehen. Nach seinen Untersuchungen findet man den Vornierentheil des Müller'schen Ganges an seinem hinteren Ende stets mit der ventralen Wand des Urnierenganges in Verbindung. Auf Kosten derselben soll er sich etwa in ähnlicher Weise vergrössern, wie der Urnierengang der Säugethiere durch Wucherung am äusseren Keimblatt von vorn nach rückwärts wächst. Die Querschnitte *A* und *B* der Figur 252 veranschaulichen dies Verhältniss. Figur *B* zeigt die Stelle, an der die ventrale Wand des Urnierenganges durch Vermehrung der Epithelzellen zu einer Leiste (*md*) verdickt ist; auf einem weiter nach vorn geführten Querschnitt (*A*) hat sich die verdickte Parthie zu einem Strang (*md*) abgelöst, welcher sich später noch mehr isolirt und eine eigene Höhlung erhält. Der Befund erinnert ganz offenbar an die Bilder, welche auch die Querschnitte durch Selachierembryonen (Fig. 249) gaben.

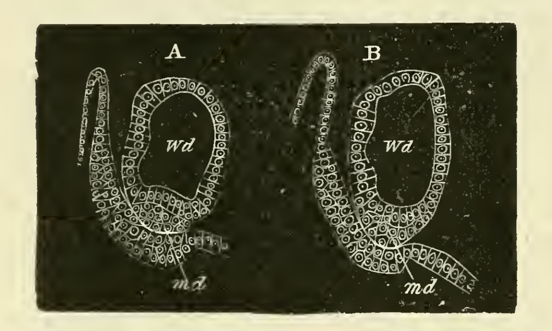


Fig. 252. **Zwei Schnitte, um die Verbindung des soliden Endstücks des Müller'schen Gangs mit dem Urnierengang beim Hühnchen zu zeigen.**

In *A* ist das Endstück des Ganges noch ganz deutlich getrennt; in *B* hat es sich mit der Wandung des Urnierengangs vereinigt.

md Müller'scher Gang; *Wd* Urnierengang.

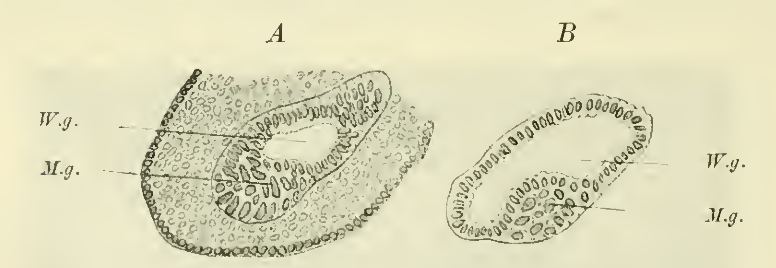


Fig. 253. **Querschnitt durch den Wolff'schen und Müller'schen Gang zweier menschlicher Embryonen,** nach Nagel.

A eines weiblichen Embryo von 21 mm Länge.

B eines männlichen Embryo von 22 mm Länge.

W.g. Wolff'scher Gang. *M.g.* Ende des in Entwicklung begriffenen Müller'schen Ganges.

Nach den Beobachtungen von SEDGWICK würde demnach das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges aus der Vorniere, das hintere Ende aber durch Abspaltung von Zellen des Urnierenganges entstehen. So wäre eine Uebereinstimmung mit den Verhältnissen der amnionlosen Wirbelthiere gegeben. Gegen die Darstellung von SEDGWICK wird aber neuerdings wieder durch HOFFMANN Einspruch erhoben.

Noch verdient besonders erwähnt zu werden, dass auch bei menschlichen Embryonen die MÜLLER'schen Gänge (*M.g*), während sie sich bilden, mit ihrem hinteren Ende eine kurze Strecke mit dem Urnierengang (*W.g*) verschmolzen sind (Fig. 253 *A* u. *B*). Zwar spricht sich NAGEL, dem wir diese schöne Beobachtung verdanken, gegen eine Abspaltung aus, doch ist die Aehnlichkeit mit den beim Hühnchen und den amnionlosen Wirbelthieren erhaltenen Befunden wohl nicht in Abrede zu stellen und auch von NAGEL hervorgehoben worden.

Einen vermittelnden Standpunkt nimmt TAALMAN KIP in einer kürzlich erschienenen Arbeit ein, indem er für einige Säugethierarten nachweisen konnte, dass das hintere Ende des MÜLLER'schen Ganges sich in ähnlicher Weise wie bei den Selachiern durch Abspaltung vom Urnierengang anlegt, bei anderen Arten dagegen ähnlich wie bei den Reptilien selbständig nach hinten auswächst. Das Ostium abdominale und das vordere Stück des Ganges bei den Säugethieren und Vögeln deutet TAALMAN KIP auch für einen Theil der Vorniere.

e) Das Keimepithel.

Zur Zeit, wo sich der MÜLLER'sche Gang anlegt, sind bei den Wirbelthieren auch die ersten Spuren der Geschlechtsdrüsen nachzuweisen. Ihr Mutterboden ist gleichfalls das Epithel der Leibeshöhle. Dieses gewinnt z. B. beim Hühnchen, welches der Beschreibung zur Grundlage dienen soll, in den verschiedenen Bezirken der Leibeshöhle ein verschiedenes Aussehen (Fig. 250): an den meisten Stellen platten sich die Epithelien ausserordentlich ab und nehmen die Beschaffenheit des späteren „Endothels" an. Auch auf den Urnieren, die als dicke, blutreiche Falten in die Leibeshöhle vorspringen, ist im grössten Bereich das Epithel stark abgeplattet, erhält sich dagegen in seiner ursprünglichen Beschaffenheit 1) an ihrer lateralen Fläche längs eines Streifens (*a'*), an welchem sich, wie wir oben gesehen haben, der MÜLLER'sche Gang entwickelt, und 2) längs eines Streifens (*a*), der an der medialen Seite der Urniere von vorn nach hinten hinzieht; der letztere ist von BORNHAUPT und WALDEYER in seiner Bedeutung richtig gewürdigt und als Keimepithel bezeichnet worden. Von ihm leiten sich die Keimzellen her: im weiblichen Geschlecht die Ureier, im männlichen die Ursamenzellen. Nur in den allerfrühesten Stadien ist nicht zu unterscheiden, ob sich das Keimepithel zum Hoden oder zum Eierstock ausbilden wird. Bald aber treten Unterschiede hervor, welche eine sichere Bestimmung gestatten. Wir wollen zuerst die Entwicklung des Eierstocks, alsdann diejenige des Hodens in das Auge fassen.

f) Der Eierstock.

Die Entwicklung des Eierstocks ist bis auf einige strittige Punkte ziemlich genau bekannt, sowohl bei niederen als auch bei höheren

Wirbelthieren. Ich kann mich daher einfach auf die Darstellung der Befunde beschränken, welche man von dem Hühnchen und den Säugethieren erhalten hat.

Am 5. Bebrütungstag etwa nimmt das Keimepithel beim Hühnchen an Dicke bedeutend zu und wird 2—3 Zellenlagen stark. In diesen treten einige Elemente hervor, die sich durch Protoplasmareichthum und durch grosse und rundliche Kerne auszeichnen (Fig. 250 *C* u. *o*). Da sie zur Entwicklung der Eier in nächster Beziehung stehen, sind sie von Waldeyer, der sie zuerst genauer beobachtet hat, als die Ureier bezeichnet worden.

Unter dem Keimepithel findet sich zu jener Zeit schon embryonales Bindegewebe vor, mit sternförmigen Zellen (*E*), welche in lebhafter Wucherung begriffen sind. Auf diese Weise entsteht an der medialen Seite der Urniere die Geschlechtsleiste, welche von den Harncanälchen durch eine dazwischen befindliche geringe Quantität von embryonaler Bindesubstanz getrennt ist.

Aehnliche Veränderungen wie beim Hühnchen treten bei Säugern auf, mit dem Unterschied, dass das Keimepithel eine viel bedeutendere Dicke zu erreichen scheint.

Auf älteren Entwicklungsstadien verlieren die Grenzen zwischen dem Keimepithel, welches in starker Wucherung begriffen ist und daher zahlreiche Kerntheilungsfiguren aufweist, und zwischen dem unter ihm liegenden Gewebe mehr und mehr an Deutlichkeit. Es rührt dies einfach daher, dass jetzt ein Durchwachsungsprocess des Epithels und des embryonalen Bindegewebes stattfindet (Fig. 254). Mit Absicht sage ich: ein Durchwachsungsprocess, indem ich unentschieden lasse, ob mehr das Keimepithel in Folge seiner Entwicklung in das embryonale Bindegewebe in Form von Strängen und einzelnen Zellgruppen hineinwuchert, oder ob das Bindegewebe mit Fortsätzen in das Epithel dringt. Wahrscheinlich sind beide Gewebe an dem Vorgang activ betheiligt.

Bei dem Durchwachsungsprocess, welcher lange Zeit während der Entwicklung fortdauert, lassen sich zwei Hauptstadien unterscheiden.

Zuerst gehen aus dem Keimepithel dünnere und stärkere Zellenstränge und Ballen (Fig. 254 und 255) hervor, welche nach ihrem Ent-

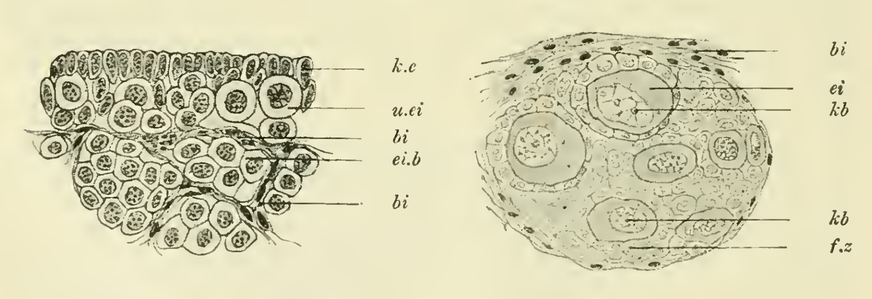


Fig. 254. Fig. 255.

Fig. 254. **Querschnitt durch den Eierstock eines 5 Tage alten Kaninchens.** Stark vergrössert. Nach Balfour.

k.c Keimepithel. *u.ei* Ureier. *ei.b* Eiballen. *bi* Bindegewebe.

Fig. 255. **Schnitt durch einen Eiballen eines 7 Tage alten Kaninchens,** nach Balfour.

ei Eizelle, deren Keimbläschen (*kb*) ein Fadennetz zeigt. *bi* bindegewebiges Stroma. *f.z* Follikelzellen.

decker den Namen der PFLÜGER'schen Schläuche erhalten haben. Zuweilen treten sie hie und da durch seitliche Aeste in Verbindung mit einander. Zusammen mit dem sie trennenden Bindegewebe bilden sie die Grundlage für die Rinde des Eierstocks. Nach der Leibeshöhle zu werden sie später durch eine dickere, zusammenhängende Bindegewebsschicht, welche zur Albuginea des Eierstocks wird, überzogen und dadurch schärfer vom Keimepithel (Fig. 256 *ke*) getrennt, das sich auch später noch als eine Lage cubischer Zellen auf der Albuginea erhält.

In den PFLÜGER'schen Schläuchen sind zweierlei Arten von Zellen anzutreffen: Follikelzellen und Ureier (Fig. 255 *fz* u. *ei*). Ueber die Herkunft der ersteren gehen die Ansichten noch aus einander (vergl. S. 369); meiner Ansicht nach stammen beide vom Keimepithel ab.

Während nun die Follikelzellen durch fortdauernde Theilungsprocesse zahlreicher und kleiner werden, nehmen die Ureier an Grösse immer mehr zu und erhalten sehr ansehnliche, bläschenförmige Kerne mit einem deutlich entwickelten Fadennetz (*kb*). Sie liegen selten vereinzelt in den Strängen und Ballen der Follikelzellen, sondern gewöhnlich in Gruppen beisammen, welche als Einester bezeichnet werden. In den Nestern beobachtet man öfters, wie von BALFOUR und VAN BENEDEN hervorgehoben wird, dass mehrere Ureier zu einer gemeinsamen, vielkernigen Protoplasmamasse, zu einem Syncytium, verschmolzen sind. Aus einem solchen entwickelt sich später meist nur ein einziges Ei. Von den mehrfachen Kernen übertrifft bald einer die anderen an Grösse und wird zum Keimbläschen, während die übrigen zerfallen und aufgelöst werden. Aus derartigen Vorgängen ist nun nicht der Schluss zu ziehen, dass das Ei, wie zuweilen behauptet worden ist, einer Vielheit von Zellen entspricht; richtiger ist der Befund so zu deuten, dass von den in einem Nest enthaltenen Eizellen eine in ihrem Wachsthum vorauseilt und dadurch die übrigen unterdrückt und zu ihrem eigenen Wachsthum, gewissermaassen als Nahrungsmaterial, mit verwendet.

Es ist dies ein Vorgang, der bei Wirbellosen überaus häufig wiederkehrt und namentlich durch Untersuchungen von WEISMANN im Stamme der Arthropoden aufs genaueste verfolgt worden ist. Man kann hier Schritt für Schritt zeigen, wie bei niederen Krebsen und Insecten von zahlreichen Ureiern, die ursprünglich in einem Keimfach eines Eierstockschlauches enthalten sind, nur eins zum Ei wird, während die anderen frühzeitig im Wachsthum zurückbleiben, dann zerfallen und in ihren Zerfallsproducten mit in die definitive Eizelle als Dottermaterial herübergenommen werden.

Während der Vergrösserung der Eizellen leitet sich das zweite Stadium des Durchwachsungsprocesses von Epithel und Bindegewebe ein: das Stadium der Follikelbildung (Fig. 256). An der Grenze zwischen der Mark- und Rindenzone des Eierstocks wuchert das blutgefässführende Bindegewebe der Umgebung in die PFLÜGER'schen Schläuche (*e.sch*) und Nester (*ei.b*) hinein und theilt sie in lauter kugelige Körper, in die einzelnen Follikel (*f*) ab. Ein solcher enthält ein einziges Ei, das ringsum von einer Schicht von Follikelzellen eingehüllt ist. Das herumgewucherte, blutgefässführende Bindegewebe wird zur Follikelhaut oder Theca folliculi.

Von der Marksubstanz aus schreitet die Auflösung in Follikel immer mehr nach dem Keimepithel vor, doch erhalten sich unter ihm längere

Zeit Pflüger'sche Schläuche, die mit ihm durch dünne Epithelstränge (*esch*) in Zusammenhang bleiben und in Entwicklung begriffene Eier einschliessen.

Die Neubildung von Pflüger'schen Schläuchen und von jungen Eiern ist ein Process, der bei niederen Wirbelthieren während des ganzen Lebens weiter vor sich geht, bei höheren dagegen nur auf die Periode der embryonalen Entwicklung oder die ersten Lebensjahre beschränkt zu sein scheint. Im ersteren Falle, bei einer uneingeschränkten Neubildung kann man auch am ausgewachsenen Thiere Eikeime bald an den verschiedensten Stellen des Eierstocks antreffen, bald findet man sie nur auf bestimmte Gegenden der Drüse beschränkt. Im zweiten Fall erlischt die Ureierbildung im Keimepithel wohl um so frühzeitiger, je geringer das gesammte, während des Lebens nach aussen entleerte Eiquantum ist. So gibt Waldeyer vom Menschen an, dass im zweiten Lebensjahre eine Entstehung neuer Eier nicht mehr nachzuweisen sei.

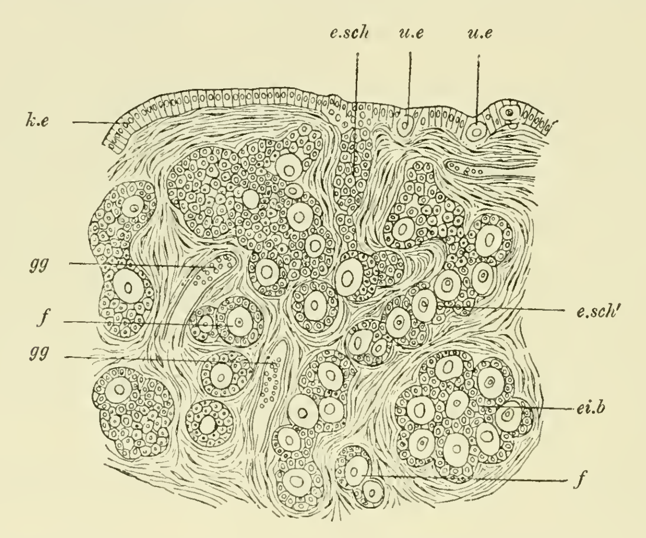


Fig. 256. **Theil eines sagittalen Durchschnittes vom Eierstock eines neugeborenen Kindes.** Stark vergrössert. Nach Waldeyer.

k.e Keimepithel. *e.sch* Pflüger'sche Schläuche. *u.e* im Keimepithel gelegene Ureier. *e.sch'* langer, in Follikelbildung begriffener Pflüger'scher Schlauch. *ei.b* Eiballen, ebenfalls in der Zerlegung in Follikel begriffen. *f* jüngste, bereits isolirte Follikel. *gg* Gefässe.

In den Schläuchen und Eiballen sind die Primordialeier und die kleineren Epithelzellen, das spätere Follikelepithel, zu unterscheiden.

Trotzdem ist beim Menschen die Anzahl der in einem einzigen Eierstock enthaltenen Eianlagen schon eine ausserordentlich grosse. Man hat sie bei einem geschlechtsreifen Mädchen auf 36 000 geschätzt. Bei anderen Säugethieren scheint die Neubildung länger anzudauern. Bei jungen Thieren (von Hund und Kaninchen etc.) hat man noch Pflüger'sche Schläuche beobachtet, welche mit dem Keimepithel des Eierstocks zusammenhingen und kleine Ureier einschlossen. Doch ist es hier in Zweifel gezogen worden, ob man es mit wirklichen Neubildungen oder nur mit Ureiern zu thun hat, die in ihrer Entwicklung stehen geblieben sind. Nur von einigen Säugethieren, z. B. der Fleder-

maus, gibt VAN BENEDEN mit Sicherheit an, dass auch beim vollkommen geschlechtsreifen Thier neue PFLÜGER'sche Schläuche und Ureier noch fortwährend vom Keimepithel producirt werden.

Im Anschluss an die erste Entstehung der Follikel will ich hier gleich noch einige Angaben über ihre weitere Umbildung folgen lassen. Dieselbe ist bei den verschiedenen Wirbelthieren, mit Ausnahme der Säugethiere, eine sehr ähnliche.

Bei den meisten Wirbelthieren besteht der Follikel (Fig. 256 *f*) zuerst aus einer kleinen, central gelegenen Eizelle und einer einfachen Lage einhüllender, kleiner Follikelzellen. Beide grenzen sich bald schärfer durch eine Dotterhaut oder Membrana vitellina gegen einander ab. An älteren Follikeln haben beide Theile an Grösse zugenommen. Die Follikelzellen wachsen gewöhnlich zu längeren Cylindern aus und scheinen bei der Ernährung des Eies eine nicht unwesentliche Rolle zu spielen. Bei vielen Thieren, z. B. bei Haien und Dipneusten, hat man in ihnen Dotterkörnchen, wie in der Eizelle selbst, vorgefunden und hat hieraus, wie aus anderen Erscheinungen, geschlossen, dass die Follikelzellen aus der gefässhaltigen Follikelkapsel Nahrungssubstanz aufnehmen und sie weiter zum Ei transportiren. Eine derartige Ernährung wird dadurch erleichtert, dass die Dotterhaut (Fig. 7 *zp*) von Canälchen durchbohrt ist, durch welche die Follikelzellen (*fz*) Protoplasmafäden nach dem Ei hindurchsenden. Wenn das Ei seine vollständige Grösse erreicht hat, verliert das Follikelepithel seine Bedeutung als Ernährungsorgan und plattet sich mehr und mehr ab.

Bei niederen Wirbelthieren werden die reifen Eizellen gewöhnlich in grosser Masse auf ein Mal, häufig im Verlauf weniger Tage, ja selbst Stunden, entleert. Es geschieht in der Weise, dass die Bindegewebshülle platzt und ein Austreten der Eier in die Leibeshöhle veranlasst, wie bei Fischen und den meisten Amphibien. Nach der Entleerung ist der Eierstock, welcher vorher ausserordentlich gross war und am meisten Platz in der Leibeshöhle einnahm, auf einen ganz kleinen Strang zusammengeschrumpft und schliesst jetzt nur noch junge Eikeime ein, die zum Theil bis zum nächsten Jahre heranzureifen bestimmt sind.

In etwas anderer Weise verläuft bei den Säugethieren die Bildung der Follikel. Diese enthalten ursprünglich, wie bei den übrigen Wirbelthieren, auch nur ein kleines Ei und eine einfache Lage von Follikelzellen, die zuerst platt sind, darauf cubische, dann cylindrische Form annehmen (Fig. 256 *f*). Eine Zeit lang umhüllen die Follikelzellen das Ei in einfacher Lage, dann aber wuchern sie, theilen sich und wandeln sich in eine dicke, vielschichtige Hülle um. Noch grösser aber wird der Unterschied von dem oben beschriebenen Entwicklungsgang dadurch, dass von den gewucherten Follikelzellen eine Flüssigkeit, der Liquor folliculi, abgeschieden wird, welcher sich neben dem Ei in einer kleinen Höhlung ansammelt (Fig. 257 *A*, *ff*).

In Folge beträchtlicher Zunahme der Flüssigkeit wird der ursprünglich solide Follikel schliesslich in ein mehr oder minder grosses Bläschen (Fig. 257 *B*) umgewandelt, welches von dem Holländer REGNIER DE GRAAF vor zwei Jahrhunderten entdeckt und für das Ei des Menschen erklärt worden ist. Die Bildung hat auch nach ihm den Namen des GRAAF'schen Bläschens erhalten. Ein solches besteht nunmehr (Fig. 257 *B*): 1) aus einer äusseren bindegewebigen, Blutgefässe führenden Hülle (*fk*), der Theca folliculi, 2) aus einem ihrer Innenfläche auflagernden, mehrschichtigen Epithel von kleinen Follikelzellen (*fz*), der

Membrana granulosa, 3) aus dem Liquor folliculi (*ff*) und 4) aus dem Ei (*ei*), das ursprünglich im Centrum des Follikels lag, jetzt aber an die Peripherie gedrängt worden ist. Hier bedingt es, in eine grosse Menge von Follikelzellen (*fz*[1]) eingehüllt, an der Wand einen nach innen gerichteten Vorsprung, den Eihügel oder Discus proligerus.

Wenn das Ei seine vollständige Reife erlangt hat, geschieht seine Entleerung durch ein Platzen des Graaf'schen Follikels, welcher dann beim Menschen etwa einen Durchmesser von 5 mm erreicht hat und eine hügelartige Hervorwölbung an der Oberfläche des Eierstocks hervorruft. Durch den Riss strömt die Follikelflüssigkeit aus und reisst dabei das Ei aus dem Keimhügel (Discus proligerus) mit heraus. Das Ei geräth zunächst in die Bauchhöhle, umgeben von einer geringen Menge von Follikelzellen, welche noch der Zona pellucida anhaften (Fig. 7); dann wird es von dem Eileiter aufgenommen.

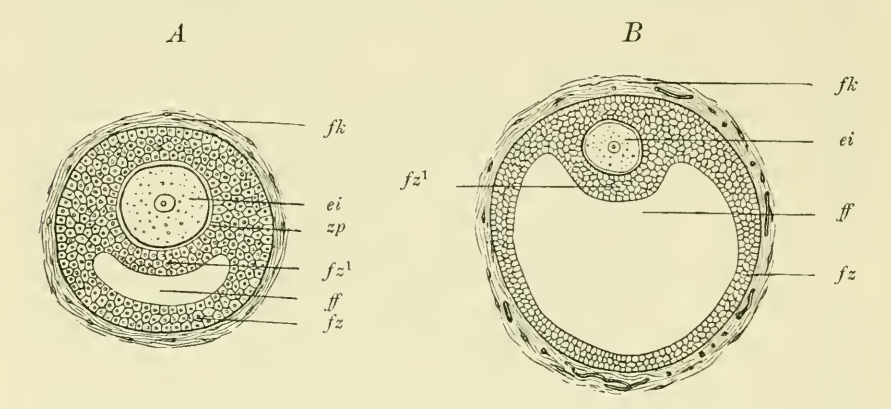


Fig. 257. **Zwei Entwicklungsstadien von Graaf'schen Bläschen.** *A* mit beginnender Entwicklung von Follikelflüssigkeit, *B* mit grösserer Ansammlung derselben. *ei* Ei. *fz* Follikelzellen. *fz*[1] Follikelzellen, welche das Ei einhüllen und den Discus proligerus bilden. *ff* Follikelflüssigkeit (Liquor folliculi). *fk* Follikelkapsel (Theca folliculi). *zp* Zona pellucida.

In den Hohlraum des Bläschens, der durch den Ausfluss der Flüssigkeit entstanden ist, findet ein Bluterguss aus den in der Umgebung geborstenen Gefässen statt. Das Blut gerinnt und wandelt sich unter Wucherung der angrenzenden Gewebe in den gelben Körper (das Corpus luteum) um, welcher eine charakteristische Bildung für den Eierstock der Säugethiere ist. An der Wucherung betheiligen sich sowohl die zurückgebliebenen Follikelzellen (Membrana granulosa) als auch die bindegewebige Follikelkapsel. Die Follikelzellen vermehren sich noch, dringen in das Innere des Blutgerinnsels hinein und beginnen nach einiger Zeit zu zerfallen und sich in eine körnige Masse aufzulösen. Von der Kapsel wuchern blutgefässführende Sprosse in den gelben Körper hinein, wobei gleichzeitig ein massenhaftes Auswandern von weissen Blutkörperchen oder Leukocyten erfolgt, welche später ebenfalls verfetten und körnig zerfallen.

Für die weitere Entwicklung des gelben Körpers ist es nun von grossem Einfluss, ob das entleerte Ei befruchtet wird oder unbefruchtet bleibt. Denn je nachdem das eine oder das andere eintritt, wird der gelbe Körper als wahrer oder falscher unterschieden. Im ersteren Falle erhält

er eine viel bedeutendere Grösse, deren Maximum im 4. Monat der Schwangerschaft erreicht wird. Er stellt dann eine fleischige, röthliche Masse dar. Vom 4. Monat an beginnt der Rückbildungsprocess. Es werden die Zerfallsproducte, die aus der körnigen Metamorphose der Follikelzellen und Leukocyten, sowie aus dem Blutgerinnsel hervorgegangen sind, von den Blutgefässen aufgesaugt. Aus dem zersetzten Blutfarbstoff sind Hämatoidinkrystalle entstanden, welche dem Körper jetzt eine orangerothe Färbung verleihen. Das ursprünglich zellenreiche Bindegewebe beginnt wie bei der Narbenbildung zu schrumpfen; als Folge dieser verschiedenen Rückbildungsprocesse beginnt der gelbe Körper, der über die Oberfläche des Eierstocks hervorragte, erheblich kleiner zu werden und sich schliesslich in eine derbe, bindegewebige Schwiele umzuwandeln, welche eine Einziehung an der Oberfläche des Organs bedingt. Wenn keine Befruchtung erfolgt ist, so treten zwar dieselben Metamorphosen und Wucherungsprocesse ein, nur bleibt der falsche gelbe Körper ausserordentlich viel kleiner. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dass der Blutzudrang zu den Geschlechtsorganen, wenn die Befruchtung ausbleibt, ein viel geringerer ist als bei Eintritt der Schwangerschaft.

Abgesehen von den Pflüger'schen Schläuchen, welche aus dem Keimepithel ihre Entwicklung nehmen und die Ureier liefern, gehen bei den meisten Wirbelthierclassen noch Epithelstränge anderer Art und anderen Ursprungs in die Zusammensetzung des Eierstocks ein. Wie bei Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren von verschiedenen Seiten beobachtet worden ist, wachsen aus dem ganz in der Nähe gelegenen Wolff'schen Körper Epithelsprossen, die „Geschlechtsstränge der Urniere", hervor und dringen nach dem sich entwickelnden Eierstock hin, schon zu einer Zeit, in welcher der Durchwachsungsprocess zwischen Keimepithel und Bindesubstanz eben beginnt. Sie nehmen, wie Braun für Reptilien, Hoffmann für Amphibien, Semon und Hoffmann für die Vögel nachgewiesen haben, aus dem Epithel der Malpighi'schen Körperchen ihre Entstehung. An der Basis der als Leiste in die Leibeshöhle vorspringenden Anlage des Eierstocks treten sie darauf bei den Säugethieren, bei denen ihr weiteres Schicksal bisher am genauesten verfolgt ist, mit einander zu einem Netzwerk in Verbindung, schlängeln sich und wachsen den Pflüger'schen Schläuchen entgegen. Während nun aus den letzteren bei den Säugethieren die Rinde des Eierstocks sich entwickelt, nehmen erstere an der Zusammensetzung der späteren Marksubstanz Theil und werden insofern auch als Markstränge bezeichnet. Sie bleiben in der Nähe der Follikel solid, während sie nach der Urniere zu eine Höhlung bekommen, welche von cylindrischen Zellen umgeben wird.

Bei verschiedenen Arten der Säugethiere zeigen die Markstränge, wie die vergleichenden Untersuchungen von Harz ergeben haben, eine bald geringere, bald mächtigere Entwicklung. Bei einigen, z. B. bei dem Schwein und Schaf, dringen sie nur bis zur Wurzel des Eierstocks vor und bleiben somit von den Pflüger'schen Schläuchen durch einen weiten Zwischenraum getrennt; bei anderen wuchern sie bis in ihre Nähe heran, legen sich ihnen zum Theil dicht an (Katze, Meerschweinchen, Maus etc.) und treten bei der Zusammensetzung der Marksubstanz sehr in den Vordergrund.

Ueber die Bedeutung der Geschlechtsstränge der Urniere oder der Markstränge für die Eibildung stehen

sich zwei Ansichten gegenüber. Nach Kölliker und Rouget sollen die Markstränge frühzeitig mit den Pflüger'schen Schläuchen verschmelzen und ihnen die Zellen liefern, welche zum Follikelepithel werden. Es würden demnach die in einem Follikel enthaltenen Zellen zweifacher Abkunft sein, es würden die Follikelzellen von der Urniere, die Eier vom Keimepithel abstammen. Die meisten Embryologen bestreiten dies. Nach ihren Beobachtungen treten nur ausnahmsweise die Markstränge dicht an einen Follikel heran, bei manchen Säugethieren gar nicht; es müssen daher vom Keimepithel nicht nur die Ureier, sondern auch die zugehörigen Follikelzellen geliefert werden. Ich entscheide mich auch für die letztere Ansicht, für welche mir die Thatsachen am meisten zu sprechen scheinen. Welche Bedeutung aber dann die Markstränge haben, wird besser zu verstehen sein, wenn wir mit der Entwicklung des Hodens bekannt geworden sind, zu welcher wir nun übergehen wollen.

g) Der Hoden.

Ich will gleich hervorheben, dass unsere Kenntnisse von der Entwicklung des Hodens weniger vollständige sind als diejenigen von der Entwicklung des Eierstocks.

Am klarsten scheinen mir die Verhältnisse bei den amnionlosen Wirbelthieren zu liegen. Hier besitzen wir die bahnbrechenden Untersuchungen von Semper und Balfour über die Selachier, von Hoffmann über die Amphibien. Alle diese Forscher sind in übereinstimmender Weise zu dem Resultat gekommen, dass die männlichen Geschlechtsproducte, ebenso wie die weiblichen, von dem Keimepithel der Leibeshöhle ihren Ursprung nehmen. Auch im männlichen Geschlecht ist in der Gegend der Urniere ein besonderer, verdickter Streifen höherer Epithelzellen nachzuweisen, in welchen grössere Zellen mit bläschenförmigen Kernen, die Ursamenzellen, eingebettet sind. Auch hier wandern diese in das unterliegende Bindegewebe hinein. Sie bilden daselbst bei den Haien, deren Verhältnisse ich der weiteren Be-



Fig. 258. *A* **Vorkeimketten der Vorkeimfalte eines 17 cm langen Acanthias-Embryo.** 330fach vergrössert. Nach Semper.

Man sieht schmalkernige Zellen und Ursamenzellen, welche Ureiern ähnlich sind.

B **Samenampulle aus der Vorkeimfalte eines 25 cm langen Acanthias-Embryo.** 330fach vergrössert. Nach Semper.

us Ursamenzelle. *sc* Sammelcanälchen, welches sich der Samenampulle blind geschlossen angelegt hat.

schreibung zu Grunde legen will, unregelmässige Zellstränge, die Vorkeimketten SEMPER's (Fig. 258 *A*). Aus ihnen entwickeln sich kleine, kugelige, follikelartige Körper (Fig. 258 *B*), indem Bindegewebe aus der Umgebung in die Stränge hineinwächst und sie zerlegt.

So weit besteht also vollständige Uebereinstimmung in der Entwicklung von beiderlei Geschlechtsdrüsen. Während nun aber beim Eierstock in jedem Follikel eine Zelle an Grösse gewinnt und sich zum Ei umwandelt, unterbleibt dies beim männlichen Geschlecht; hier höhlen sich die follikelartigen Bildungen im Innern aus und gestalten sich so zu Samenampullen um. Ihre Epithelzellen wachsen allmählich in lange Cylinder aus; sie werden zum grössten Theil zu Samenmutterzellen, welche durch oftmals wiederholte Theilung im Ganzen in 60 Samenzellen zerfallen, deren jede sich zu einem Samenfaden umwandelt. Indem immer die von einer Samenmutterzelle abstammenden Fäden sich parallel neben einander anordnen, erklärt es sich, dass man vor Eintritt der völligen Reife die Samenfäden in grösserer Anzahl zu Bündeln vereinigt findet.

Während der Hoden, gleich dem Eierstock, seine specifischen Gewebsbestandtheile direct vom Keimepithel bezieht, erhält er seine ausführenden Wege von der Urniere geliefert. Wie im weiblichen, so wachsen auch im männlichen Geschlecht Epithelsprossen, die Geschlechtsstränge (Genitalcanäle HOFFMANN's), von der Urniere dem Hoden entgegen; sie entstehen bei den Amphibien durch Wucherung der Wandzellen einzelner MALPIGHI'scher Knäuel; bei den Selachiern dagegen sprossen sie in etwas abweichender Weise aus dem Flimmertrichter hervor. An der Basis der Hodenleiste angekommen, vereinigen sie sich unter einander zu einem Längscanal, von welchem feine Röhrchen noch weiter in die Hodensubstanz hineingesandt werden, um sich mit den aus dem Keimepithel entstehenden Bildungen zu vereinigen. Wie die Figur 258 *B* lehrt, legen sich die Ausführröhrchen (*sc*) bei den Selachiern zuerst blind geschlossen an die Samenampullen an und treten mit ihnen in offene Verbindung erst dann, wenn die Reifung der Samenfäden beginnt.

Bei den höheren Wirbelthieren herrschten früher mancherlei Meinungsverschiedenheiten über die Entwicklung des Hodens. Zwar war auch hier ein Keimepithel im männlichen Geschlecht von WALDEYER und Anderen auf der Oberfläche der Urniere nachgewiesen, aber eine Betheiligung desselben an der Anlage des Hodens in Abrede gestellt worden. Nach der ursprünglichen Darstellung von WALDEYER, welche von vielen Forschern, wie namentlich auch von KÖLLIKER, vertreten wurde, hielt man die Samencanälchen für Bildungsproducte der Urniere. Neuere Untersuchungen, die freilich noch nicht in allen Punkten mit einander harmoniren, haben nun aber nachgewiesen, dass die Entwicklung des Hodens der Reptilien, Vögel und Säugethiere mit derjenigen der amnionlosen Wirbelthiere in den Hauptzügen übereinstimmt. In Anschluss an BORNHAUPT und EGLI, die allerdings noch mit unvollkommenen Untersuchungsmethoden gearbeitet haben, geben neuerdings BRAUN für die Reptilien, SEMON und HOFFMANN für die Vögel, MIHALKOVICS und JANOSIK für die Säugethiere an, dass auch im männlichen Geschlecht das Keimepithel zu wuchern beginnt, in die Tiefe dringt und die Ursamenzellen liefert. Die Canälchen, welche WALDEYER und KÖLLIKER von der Urniere in die Hodenanlage hineinwachsen lassen, die Geschlechtsstränge, dienen nur zur Ausführung des Samens.

Wie BRAUN für die Reptilien, SEMON für das Hühnchen angibt, sprossen sie vom Epithel MALPIGHI'scher Knäuel, wie bei den Amphibien, hervor.

Wenn nach diesen Angaben der doppelte Ursprung der Hodensubstanz einerseits vom Keimepithel, andererseits von der Urniere her wohl nicht mehr in Zweifel gezogen werden kann, so bedürfen im Einzelnen manche Verhältnisse, welche bei den höheren Wirbelthieren noch in abweichender Weise dargestellt werden, erneuter Untersuchung. Vor allen Dingen ist der Punkt noch weiter aufzuklären: In welchem Verhältniss nehmen die vom Keimepithel und die von der Urniere gelieferten Epithelzellen am Aufbau der Hodensubstanz Theil? Werden die samenbereitenden Canälchen ausschliesslich vom Keimepithel gebildet oder nur die Samenmutterzellen, während sich ihnen noch indifferente Zellen von den „Geschlechtssträngen der Urniere" bei der Durchwachsung hinzugesellen? —

Ich halte es für das Wahrscheinlichste, dass die samenbereitenden Canälchen, die Tubuli seminiferi, vom Keimepithel, dagegen die Tubuli recti und das Rete testis von der Urniere abstammen.

Die Entwicklung des Hodens bei menschlichen Embryonen hat NAGEL untersucht. Auch nach seiner Beschreibung gehen aus dem lebhaft wuchernden Keimepithel zahlreiche Zellstränge hervor, in welche grosse Ursamenzellen eingebettet sind. Sie werden später zu den Samencanälchen. Bei dem Menschen herrscht von vornherein, wie NAGEL bemerkt, zwischen beiden Geschlechtern ein so grosser Unterschied sowohl in der Gestaltung des ursprünglichen Keimepithelwulstes, wie in dem ganzen Zerlegungsvorgang desselben, dass man an dem anatomischen Bau der Sexualdrüsen von einem sehr frühen Stadium an erkennen kann, ob man ein weibliches oder ein männliches Wesen vor sich hat.

h) Umwandlung der verschiedenen Anlagen des Urogenitalsystems in den fertigen Zustand.

Auf den vorhergehenden Blättern sind wir mit der ersten Entwicklung der verschiedenen Theile, welche die Grundlage für das Urogenitalsystem bilden, bekannt geworden. Diese sind (Fig. 259) drei Paar Canäle: die Urnierengänge (*ug*), die MÜLLER'schen Gänge (*mg*), die Ureteren oder Harnleiter (*hl*); ferner eine grössere Anzahl von drüsigen Bildungen: Vorniere, Urniere (*un*), bleibende Niere (*n*) und die Geschlechtsdrüsen (*kd*), Eierstock und Hoden.

Es wird nun im Folgenden meine Aufgabe sein, zu zeigen, wie sich von diesen embryonalen Anlagen die fertigen Zustände herleiten. Hierbei werde ich mich hauptsächlich auf den Menschen beschränken, da es sich jetzt um leichter zu untersuchende und im Allgemeinen wohl bekannte Verhältnisse handelt.

Bei einem acht Wochen alten menschlichen Embryo (Fig. 260) sind die Anlagen, wenn wir von den nur mikroskopisch wahrnehmbaren Verschiedenheiten absehen, im männlichen und weiblichen Geschlecht noch zum Verwechseln ähnlich.

Alle Drüsen liegen zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule: am weitesten nach vorn die Niere (*n*), die ein kleines, bohnenförmiges Körperchen ist, welchem die um diese Zeit unverhältnissmässig grosse,

nur in der linken Hälfte der Figur zu sehende Nebenniere (*nn*) auflagert.

Etwas seitwärts von ihr sieht man die Urniere (*un*) als einen länglichen, schmalen Gewebsstreifen. Sie ist an der Rumpfwand durch eine Bindegewebslamelle, eine Falte des Bauchfells, das sogenannte Gekröse der Urniere, befestigt. Das Gekröse ist in der Mitte der Drüse ziemlich breit, verlängert sich dagegen nach oben nach dem Zwerchfell zu in ein dünnes Bändchen, welches KÖLLIKER als Zwerchfellsband der Urniere beschrieben hat. Ferner bemerkt man noch bei sorgsamer Untersuchung am unteren Ende der Urniere eine zweite Bauchfellfalte, welche von ihr zur Leistengegend verläuft (Fig. 259 u. 260 *gh*). Sie schliesst einen derberen Bindegewebsstreifen, eine Art von Band ein, das in der Entwicklung der weiblichen und männlichen Geschlechtsorgane eine Rolle zu spielen bestimmt ist: das Leistenband der Urniere. Es wird später beim Mann zum HUNTER'schen Leitband (Gubernaculum Hunteri), beim Weib zum runden Mutterband (Ligamentum teres uteri).

Fig. 259. **Schema der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems eines Säugethiers aus frühem Stadium.**

n Niere. *kd* Keimdrüse. *un* Urniere. *ug* Urnierengang. *mg* MÜLLER'scher Gang. *mg'* vorderstes Ende desselben. *gh* Gubernaculum Hunteri (Urnierenleistenband). *hl* Harnleiter. *hl'* Einmündung desselben in die Blase. *ug''*, *mg''* Einmündungen der Urnierengänge und der MÜLLER'schen Gänge in den Sinus urogenitalis *sug*. *md* Mastdarm. *cl* Cloake. *ghö* Geschlechtshöcker. *gw* Geschlechtswülste. *cl'* Ausmündung der Cloake. *hbl* Harnblase. *hbl'* Verlängerung der Harnblase in den Urachus (später Lig. vesico-umbilicale medium).

Medianwärts von den Urnieren finden sich je nach dem Geschlecht des Embryo die Hoden oder die Eierstöcke (*kd*), zu dieser Zeit noch kleine, ovale Körperchen. Auch sie besitzen ein eigenes Gekröse, durch das sie mit der Wurzel der Urniere zusammenhängen, ein Mesorchium oder ein Mesovarium. Solange die Geschlechtsorgane noch ihre Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule einnehmen, verlaufen die sie ernährenden Gefässe genau quer: von der Aorta die Arteria spermatica zum Eierstock oder Hoden und die Vena spermatica von der Drüse quer herüber zur Vena cava inferior.

Die verschiedenen Ausführungsgänge liegen zu dieser Zeit an dem Rande der Urnierenfalte dicht zusammen (Fig. 259), und zwar am meisten nach vorn der MÜLLER'sche Gang (*mg*). Weiter nach abwärts nach dem Becken zu nähern sie sich von beiden Seiten der Medianebene (Fig. 259), wobei der MÜLLER'sche Gang (*mg*) eine Strecke weit

medial vom Urnierengange (*ug*) und dann nach hinten von ihm zu liegen kommt, so dass er um ihn im Ganzen eine Art von Spiraltour beschreibt. Im kleinen Becken angelangt, legen sich die vier Gänge hinter der Blase (*hbl*) zu einem Bündel, dem Genitalstrang, zusammen, indem sie von den um diese Zeit schon ansehnlich gewordenen Nabelarterien, die von der Aorta an beiden Seiten der Blase nach oben zum Nabel ziehen, umfasst und gleichsam zu einem Packet zusammengeschnürt werden. Auf einem Durchschnitt durch den Genitalstrang (Fig. 268) finden wir etwas mehr nach vorn und zugleich am weitesten auseinander gelegen die Urnierengänge (*ug*) und etwas hinter ihnen und in der Medianebene ganz dicht zusammengerückt die MÜLLER'schen Gänge (*mg*).

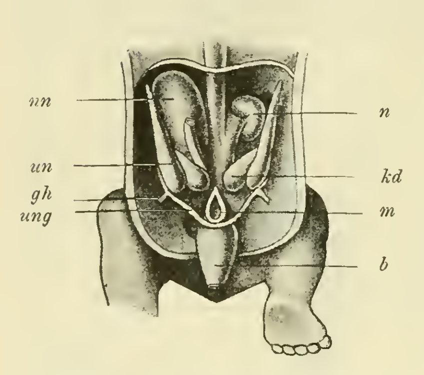


Fig. 260. **Harn- und Geschlechtsorgane eines acht Wochen alten menschlichen Embryo**, nach KÖLLIKER. Etwa 3mal vergrössert.
nn rechte Nebenniere. *un* Urniere. *n* Niere. *ung* Urnierengang. *gh* HUNTER'sches Leitband oder Leistenband der Urniere (Gubernaculum Hunteri oder Ligam. uteri rotundum). *m* Mastdarm. *b* Blase. *kd* Geschlechtsdrüse.

Bei älteren Embryonen entstehen in der Ausbildung des Urogenitalsystems schon äusserlich wahrnehmbare Verschiedenheiten zwischen beiden Geschlechtern, die von Monat zu Monat deutlicher werden. Sie gehen aus tiefgreifenden Metamorphosen hervor, welche der ganze Apparat in seinen einzelnen Theilen fort und fort erfährt. Hierbei bilden sich einige ursprünglich sehr ansehnliche Anlagen fast vollständig zurück, andere finden nur im weiblichen, wieder andere nur im männlichen Geschlecht eine Verwendung und gehen im entgegengesetzten Falle zu Grunde. Ausserdem werden die Befunde, welche uns zum Ausgang der Darstellung gedient haben, dadurch erheblich verändert, dass die Geschlechtsorgane ihre ursprüngliche Lage zu beiden Seiten der Lendenwirbelsäule aufgeben, indem sie weiter nach abwärts in die Beckenhöhle rücken.

Ich beschreibe zuerst die Veränderungen beim männlichen, dann beim weiblichen Geschlecht.

A) Die Umwandlung im männlichen Geschlecht. Descensus testiculorum.

Während der Hoden (Fig. 261 u. 262) durch Aufknäuelung der Samencanälchen zu einem ansehnlichen Organe (*h*) wird, bleibt die Urniere (*nh* + *pa*) in ihrem Wachsthum mehr und mehr zurück und bildet sich dabei in ihrem vorderen und in ihrem hinteren Abschnitt in verschiedener Weise um. Der vordere oder Geschlechtstheil der Urniere (*nh*), der sich in der schon früher beschriebenen Weise durch einzelne Canälchen mit den Samenröhrchen in Verbindung gesetzt und dadurch das Rete testis und die Tubuli recti geliefert hat, wandelt sich zu dem Kopf des Nebenhodens (der Epididymis) um. Er zeigt in der zehnten bis zwölften Woche zehn bis zwanzig kurze, quer verlaufende Canälchen, welche jetzt als Vasa efferentia testis zu bezeichnen sind.

Die einzelnen Canälchen vereinigen sich in dem gleichfalls noch gerade verlaufenden Urnierengang (Fig. 262), der jetzt zum Samenleiter (*sl*) (Vas deferens) wird. Im vierten bis fünften Monat beginnen sie in die Länge zu wachsen und sich dabei aufzuknäueln; die Vasa efferentia erzeugen auf diese Weise die Coni vasculosi, das Anfangsstück des Samenleiters aber liefert den Schwanz des Nebenhodens.

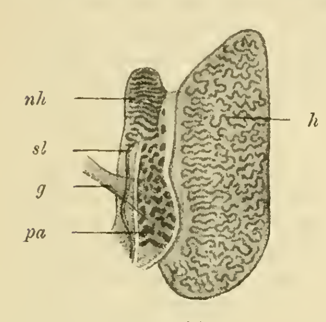


Fig. 261.

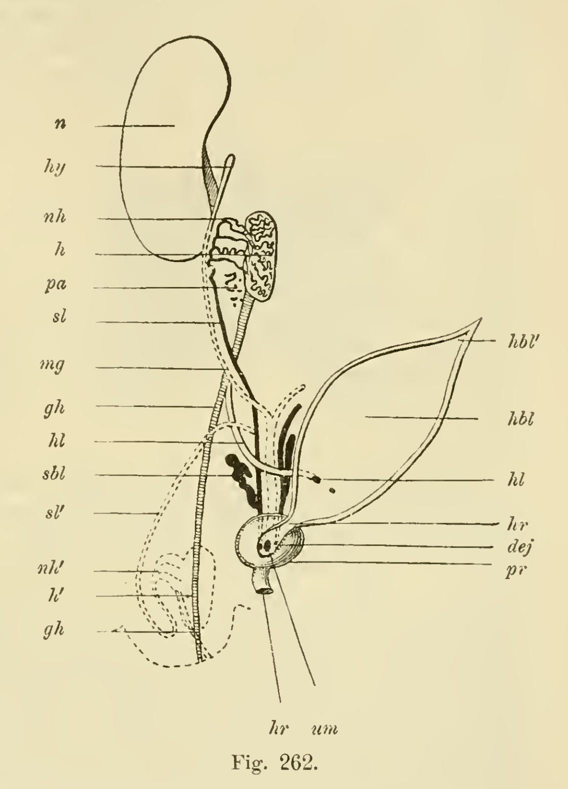


Fig. 262.

Fig. 261. **Die inneren Geschlechtstheile eines männlichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge,** nach Waldeyer. Vergrösserung 8.

h Hoden. *nh* Nebenhoden (Epididymis, Geschlechtstheil der Urniere). *pa* Paradidymis (Rest der Urniere). *sl* Samenleiter (Urnierengang). *g* gefässführendes Bindegewebsbündel.

Fig. 262. **Schema zur Entwicklung der männlichen Geschlechtsorgane eines Säugethiers aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 259 schematisch dargestellt ist.**

Die bestehen bleibenden Theile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Theile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollzogenem Descensus die männlichen Geschlechtstheile einnehmen, ist mit punktirten Linien angedeutet.

n Niere. *h* Hoden. *nh* Nebenhoden. *pa* Paradidymis. *hy* Hydatide des Nebenhodens. *sl* Samenleiter. *mg* rückgebildete Müller'sche Gänge. *um* Uterus masculinus, Rest der Müller'schen Gänge. *gh* Hunter'sches Leitband. *hl* Harnleiter. *hl'* Einmündung desselben in die Blase. *sbl* Samenblasen. *hbl* Harnblase. *hbl'* oberer Zipfel der Harnblase, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium (Urachus) übergeht. *hr* Harnröhre. *pr* Prostata. *dej* Ausmündung der Ductus ejaculatorii.

Die Buchstaben *nh'*, *h'*, *sl'* bezeichnen die Lage der einzelnen Organe nach erfolgtem Descensus.

Nebenbei sei auch erwähnt, dass nahe der Ausmündung des Samenleiters, während er an der hinteren Fläche der Blase vorbeizieht, im dritten Monat eine kleine Ausstülpung entsteht, welche zu der Samenblase (*s.bl*) wird.

Der hintere Abschnitt der Urniere (*pa*) bildet sich bis auf ganz unbedeutende Reste zurück. Bei älteren Embryonen findet man noch

zwischen Samenleiter und Hoden eine Zeit lang kleine, gewundene, meist beiderseits blind endende Canälchen, zwischen welchen auch verödete MALPIGHI'sche Körperchen vorkommen. Das Ganze bildet einen kleinen, gelblich gefärbten Körper. Beim Erwachsenen sind diese Reste noch mehr verkümmert; sie liefern einerseits die Vasa aberrantia des Nebenhodens, andererseits das von GIRALDÈS entdeckte Organ, die Paradidymis. Letztere besteht, wie HENLE beschreibt, aus einer kleinen Anzahl platter, weisser, den Blutgefässen des Samenstrangs anliegender Körper, deren jeder ein Knäuel eines an beiden Enden blinden Röhrchens ist; jedes Röhrchen wird von einem fetthaltigen Epithel ausgekleidet und ist an seinen blinden Enden zu unregelmässig gelappten Bläschen ausgeweitet.

Die MÜLLER'schen Gänge (Fig. 262 *mg*) gewinnen im männlichen Geschlecht keine Function und gehen daher als bedeutungslose Gebilde zu Grunde, und zwar verschwinden sie in ihrem mittleren Abschnitt meist spurlos, nachdem sie während des embryonalen Lebens eine Zeit lang als Epithelstränge nachweisbar gewesen sind; GASSER beobachtete sogar noch bei einem neugeborenen Knaben einen rudimentären Canal in grösserer Ausdehnung neben dem Samenleiter. Von den beiden Endabschnitten dagegen erhalten sich auch beim erwachsenen Menschen einige Rudimente, die in der descriptiven Anatomie als Uterus masculinus (*um*) und ungestielte Hydatide des Nebenhodens (*hy*) beschrieben werden.

Zum Uterus masculinus (*um*) wandeln sich die hinteren Endstücke der beiden MÜLLER'schen Gänge um, die, in den Genitalstrang eingeschlossen, dicht neben einander liegen. Durch Schwund der sie trennenden Scheidewand vereinigen sie sich zu einem unpaaren, kleinen Schlauch, welcher zwischen der Ausmündung der beiden Samenleiter an der Prostata gelegen ist und daher auch noch den Namen des Sinus prostaticus führt. Beim Menschen ausserordentlich unscheinbar, gewinnt er bei manchen Säugethieren, bei Carnivoren und Wiederkäuern (WEBER), eine bedeutende Grösse und sondert sich in ähnlicher Weise, wie beim Weibe, in einen Scheiden- und einen Gebärmuttertheil. Beim Menschen entspricht er hauptsächlich der Scheide (TOURNEUX).

Die ungestielte Hydatide (*hy*) entwickelt sich aus dem anderen Ende des MÜLLER'schen Ganges; sie ist ein kleines Bläschen, das dem Nebenhoden ansitzt, im Innern von flimmerndem Cylinderepithel ausgekleidet wird und sich in einen kleinen, gleichfalls flimmernden Canal fortsetzt. An einer Stelle besitzt sie eine trichterförmige Oeffnung, welche von WALDEYER mit einem Tubenpavillon en miniature verglichen worden ist.

Um das Bild der Entwicklung der Geschlechtsorgane zu vervollständigen, ist jetzt noch der erheblichen Lageveränderungen zu gedenken, welche der Hoden nebst den ihm angefügten Rudimenten eingeht. Von Alters her fasst man dieselben unter dem Namen des Descensus testiculorum zusammen.

Ursprünglich liegen die Hoden (Fig. 262 *h* und 260 *kd*), wie oben schon gesagt, neben der Lendenwirbelsäule in der Bauchhöhle. Im dritten Monat finden wir sie schon im grossen Becken, im fünften und sechsten Monat an der Innenseite der vorderen Bauchwand, dicht am Leistenring (Fig. 263). In Folge dieser Lageveränderungen haben auch die ernährenden Gefässe, die erst quer verliefen, ihre Richtung verändert und steigen nun, da ihr ursprünglicher Ansatz an der Bauch-Aorta und an

der unteren Hohlvene derselbe bleibt, in schräger Richtung von unten nach oben empor. Wie erklärt sich dieser Ortswechsel?

Ich erwähnte bereits das Leistenband oder das Gubernaculum Hunteri (Fig. 262 und 263 *gh*), welches die Urniere oder, wenn diese geschwunden ist, den Hoden mit der Leistengegend in Verbindung setzt. Das Band ist mittlerweile zu einem kräftigen Bindegewebsstrang geworden, in welchem auch glatte Muskelzellen liegen. Mit seinem oberen Ende sitzt es am Kopf des Nebenhodens (*nh*) an, mit seinem unteren Ende durchbohrt es die Bauchwand, um sich in der Lederhaut der Leistengegend zu befestigen. Offenbar spielt nun dieses Band eine Rolle bei der Lageveränderung der Geschlechtsorgane. Früher glaubte man, dass es auf den Hoden einen Zug ausübe, wobei man auf die in ihm enthaltenen, glatten Muskelfasern hinwies oder eine Verkürzung des Bindegewebsstranges durch allmähliche Schrumpfung annahm. Auf diese Weise aber kann der sehr bedeutende Ortswechsel unmöglich zu Stande gekommen sein. Mit Recht sucht man daher die Wirksamkeit des Bandes in einer anderen Weise, ohne Annahme einer activen Verkürzung oder eines durch Muskelkraft ausgeübten Zuges, zu erklären. Es handelt sich hierbei einfach um ungleiche Wachsthumsvorgänge. Wenn von mehreren in einer und derselben Körperregion ursprünglich neben einander gelegenen Organen einige in späteren Monaten des embryonalen Lebens weniger an Grösse zunehmen, andere dagegen ausserordentlich in die Länge wachsen, so wird die natürliche Folge davon sein, dass die rascher wachsenden sich an den langsamer wachsenden Theilen vorbeischieben. Wenn nun in unserem Falle die in der Lenden- und Beckengegend gelegenen Skelettheile mit ihrer Musculatur sich strecken, während das HUNTER'sche Leitband nicht mitwächst und daher klein bleibt, so muss es, da sein eines Ende in der Haut der Leistengegend, das andere an dem Hoden festgeheftet ist, den Hoden als den verschiebbaren Theil nothwendiger Weise nach unten herabziehen; es zieht ihn zuerst allmählich in die Beckenhöhle und schliesslich, wenn die anderen Theile noch grösser geworden sind, wenn dabei auch die Bauchwand um ein Vielfaches dicker geworden ist, in die Nähe des inneren Leistenringes (Fig. 263).

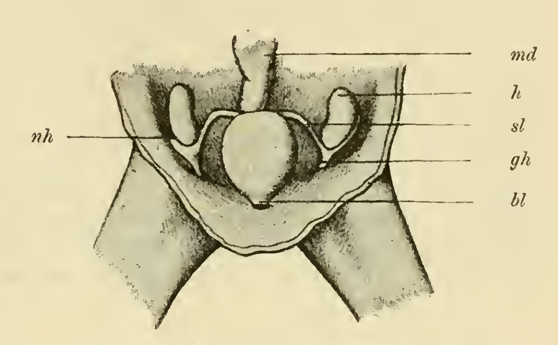


Fig. 263. **Menschlicher Embryo aus dem fünften Monat.** Natürl. Grösse. Nach BRAMANN. *md* Mastdarm. *h* Hoden. *nh* Nebenhoden. *sl* Samenleiter. *gh* HUNTER'sches Leitband (Gubernaculum Hunteri) mit Processus vaginalis peritonei. *bl* Blase mit Lig. vesico-umbilicale medium.

Noch bedeutender wird der Ortswechsel des Hodens in Folge eines zweiten Vorganges, welcher schon im dritten Monat beginnt. Es bildet sich nämlich an der Stelle, wo das HUNTER'sche Band die Bauchwand durchsetzt, eine Ausstülpung des Bauchfells, der Scheidenfortsatz oder Processus vaginalis peritonei (Fig. 264 *A*). Dieser durchbohrt allmählich die Bauchwand und dringt in eine Hautfalte hinein, welche sich in der Schamgegend entwickelt, wie in einem späteren Ab-

schnitt gezeigt werden wird (siehe Fig. 273 *gw*). Die Oeffnung der bruchsackartigen Ausstülpung, welche in die Leibeshöhle führt, nennt man den inneren Leistenring (*lr*), den die Bauchmusculatur durchbohrenden Abschnitt den Leistencanal und das in der Hautfalte sich ausweitende, blinde Ende die Höhle des Hodensacks.

Bei seiner Wanderung senkt sich der Hoden (Fig. 264 *B*) auch noch in diese Bauchfelltasche hinein, wobei es dahingestellt sein mag, ob das Hunter'sche Band hierauf einen Einfluss ausübt oder nicht. Im achten Monat erfolgt gewöhnlich der Eintritt in den Leistencanal, im neunten Monat in den Hodensack, so dass am Ende des embryonalen Lebens der Descensus in der Regel vollendet ist. Es schliesst sich dann der Leistencanal durch Verwachsung seiner Wandungen; dadurch kommt der Hoden in einen von der Bauchhöhle abgeschnürten, allseitig geschlossenen Beutel zu liegen.

Durch die eben gegebene Entwicklungsskizze werden auch die verschiedenen Hüllbildungen des Hodens verständlich. Da die Höhle, welche ihn birgt, nichts anderes ist als ein abgetrennter Theil der Leibeshöhle, so versteht es sich von selbst, dass sie vom Bauchfell ausgekleidet wird (Fig. 264 4'). Die dem Bauchfell entsprechende Membran heisst hier Tunica vaginalis propria; an ihr haben wir wie an allen

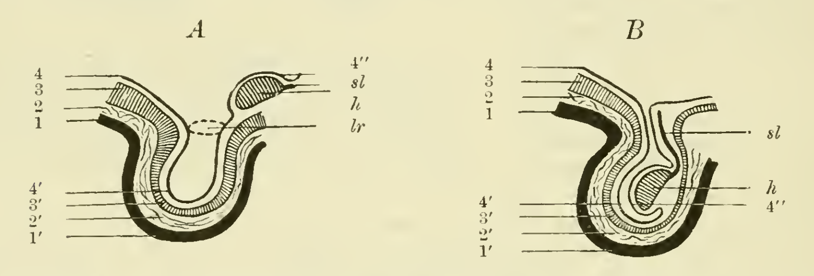


Fig. 264. **Zwei Schemata zur Veranschaulichung des Descensus und der Bildung der Hüllen des Hodens.**

A Der Hoden liegt in der Nähe des inneren Leistenrings. *B* Der Hoden ist in den Hodensack eingetreten.

1 Bauchhaut. 1' Scrotum mit Tunica dartos. 2 oberflächliche Bauchfascie. 2' Cooper'sche Fascie. 3 Muskelschicht und Fascia transversa abdominis. 3' Tunica vaginalis communis mit Cremaster. 4 Bauchfell. 4' parietales Blatt der Tunica vaginalis propria. 4'' Bauchfellüberzug des Hodens oder viscerales Blatt der Tunica vaginalis propria.

lr Leistenring. *h* Hoden. *sl* Samenleiter.

serösen Häuten ein die Wand des Säckchens bedeckendes parietales Blatt (4') und ein den Hoden überziehendes viscerales Blatt (4'') zu unterscheiden. Nach aussen davon folgt die gemeinsame Scheidenhaut, die Tunica vaginalis communis (3'); sie ist die ausgestülpte und dabei ausserordentlich verdünnte Muskel- und Fascienschicht (3) der Bauchwand. Sie enthält in Folge dessen auch einzelne Muskelfasern mit eingeschlossen, die von dem Musculus obliquus abdominis internus abstammen und den Aufhängemuskel des Hodens oder den Cremaster bilden.

In dem Descensus testiculorum, der sich normaler Weise beim Menschen bis zum Ende des embryonalen Lebens vollzogen haben soll, können unter Umständen Störungen eintreten und eine abnorme Lagerung des Hodens hervorrufen, welche unter dem Namen des Krypt-

orchismus bekannt ist. Der Descensus bleibt ein unvollständiger. Dann finden sich bei neugeborenen Kindern die Hoden entweder in der Leibeshöhle gelagert oder sie stecken noch in der Bauchwand, im Leistencanal. In Folge dessen fühlt sich der Hodensack klein, welk und schlaff an.

Man bezeichnet derartige Anomalien als Hemmungsmissbildungen, da sie ihre Erklärung darin finden, dass Entwicklungsvorgänge nicht zu ihrem regelrechten Abschluss gelangt sind.

B) Die Umwandlung im weiblichen Geschlecht. Descensus ovariorum.

Die Umbildung der primitiven embryonalen Anlage beim weiblichen Geschlecht ist in vielen Beziehungen eine entgegengesetzte wie beim Manne, insofern Theile, die hier Verwendung finden, dort rudimentär werden, und umgekehrt (vergleiche Schema 259, 262 und 265 unter einander!). Während beim Manne der Urnierengang zum Samenleiter wird, übernimmt beim Weibe der Müller'sche Gang (Fig. 265 *t*, *ut*, *sch*) die Function, die Eier nach aussen zu führen; der Urnierengang (*ug*) aber und die Urniere (*ep*, *pa*) verkümmern.

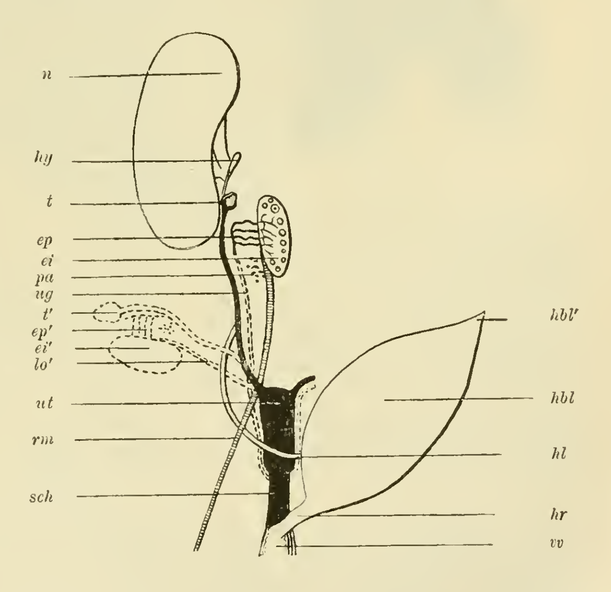


Fig. 265. **Schema zur Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane eines Säugethiers aus der indifferenten Anlage des Urogenitalsystems, welche in Fig. 259 schematisch dargestellt ist.**

Die bestehen bleibenden Theile der ursprünglichen Anlage sind durch schwarze Linien, die sich rückbildenden Theile durch Punkte angegeben. Die Lage, welche später nach vollendetem Descensus die weiblichen Geschlechtstheile einnehmen, ist mit punktirten Linien angedeutet.

n Niere. *ei* Eierstock. *ep* Epoophoron. *pa* Paroophoron. *hy* Hydatide. *t* Tube (Eileiter). *ug* Urnierengang. *ut* Uterus. *sch* Scheide. *hl* Harnleiter. *hbl* Harnblase. *hbl'* oberer Zipfel derselben, der in das Ligamentum vesico-umbilicale medium übergeht. *hr* Harnröhre. *vv* Scheidenvorhof. *rm* rundes Mutterband (Leistenband der Urniere). *lo'* Ligamentum ovarii.

Die Buchstaben *t'*, *ep'*, *ei'*, *lo'* bezeichnen die Lage der Organe nach erfolgtem Descensus.

Der Urnierengang ist bei älteren menschlichen Embryonen weiblichen Geschlechts noch als ein unscheinbares Gebilde im breiten Mutterbande und zur Seite der Gebärmutter nachzuweisen; beim Erwachsenen ist er in der Regel ganz geschwunden bis auf den Endabschnitt, der als ausserordentlich enges Canälchen am Hals der Gebärmutter in ihre Substanz eingeschlossen und nur auf Querschnitten

nachweisbar ist (Beigel, Dohrn). Bei manchen Säugethieren, wie den Wiederkäuern und Schweinen, bleiben die Urnierengänge auch später noch in verkümmertem Zustande bestehen und sind hier unter dem Namen der Gartner'schen Canäle bekannt.

An der verkümmernden Urniere ist, wie beim Manne, ein vorderer und ein hinterer Abschnitt zu unterscheiden (Waldeyer).

Der vordere Abschnitt (Fig. 265 *ep*, 266 *ep*) oder der Geschlechtstheil der Urniere, der beim Manne zum Nebenhoden wird, erhält sich auch beim Weibe als ein Organ ohne Function und wird hier zu dem Nebeneierstock (*ep*), der die erste genaue Beschreibung von Kobelt erfahren hat (Parovarium oder Epoophoron Waldeyer's). Er liegt im breiten Mutterbande (Fig. 266) zwischen Eierstock (*ei*) und dem Müller'schen Gang (*t*) und besteht aus einem Längscanal (*ug*), dem Rest vom oberen Ende des Urnierenganges, und aus 10 bis 15 quer verlaufenden Canälchen (*ep*). Diese sind Anfangs gerade gestreckt, knäueln sich später (Fig. 267 *ep*) in ähnlicher Weise auf, wie die Canäle beim Manne, welche sich zu den Coni vasculosi umgestalten. Der Vergleich zwischen Nebeneierstock und Nebenhoden lässt sich noch weiter durchführen. Wie aus letzterem beim Manne Canälchen in die Hodenrinde gewuchert sind, die sich in das Rete testis und die Tubuli recti sondern, so finden sich auch im weiblichen Geschlecht Canäle, die vom Parovarium ausgehen, in die Marksubstanz des Eierstocks selbst eintreten und hier die früher beschriebenen, bei manchen Säugethieren stark entwickelten Markstränge bilden. (Siehe Seite 369.)

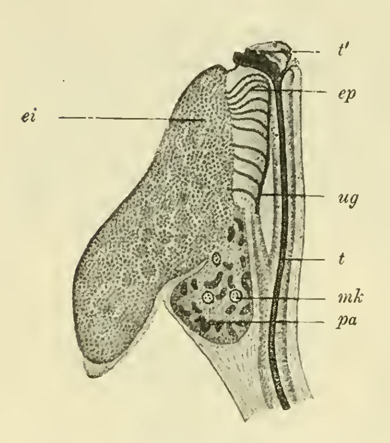


Fig. 266. **Innere Geschlechtstheile eines weiblichen menschlichen Embryo von 9 cm Länge,** 10mal vergrössert. Nach Waldeyer.
ei Eierstock. *t* Müller'scher Gang oder Eileiter (Tube). *t'* Ostium abdominale tubae. *ep* Epoophoron (= Nebenhoden des Mannes; Geschlechtstheil der Urniere). *ug* Urnierengang (Samenleiter des Mannes). *pa* Paroophoron (Paradidymis des Mannes; Rudiment der Urniere). *mk* Malpighi'scher Körper.

Der hintere Abschnitt der Urniere, der beim Manne (Fig. 261 u. 262 *pa*) die Paradidymis und die Vasa aberrantia liefert, verkümmert beim Weibe (Fig. 265 *pa*) in ganz ähnlicher Weise zum Paroophoron und ist beim menschlichen Embryo längere Zeit noch als ein gelblicher Körper (Fig. 266 *pa*) zu erkennen; er ist medianwärts vom Nebeneierstock (*ep*) im breiten Mutterband gelegen und aus kleinen, gewundenen, flimmernden Canälchen (*pa*) und einzelnen, in Rückbildung begriffenen Gefässknäueln (*mk*) zusammengesetzt. Beim Erwachsenen sind auf ihn einzelne Canäle und cystenartige Bildungen zurückzuführen, die in den breiten Mutterbändern oft dicht an der Gebärmutter aufgefunden werden.

Sehr einschneidende Umbildungen erfahren die beiden Müller'schen Gänge (Fig. 259 *mg*), die von Anfang an im Rande der Bauchfellfalte liegen, welche zur Aufnahme des Eierstocks dient und dann später zu den breiten Mutterbändern wird. Schon früher wurde von

ihnen erwähnt, dass sie beim Eintritt in das kleine Becken sich der Medianebene nähern und zum Genitalstrang vereinigen. Wir können daher an ihnen zwei verschiedene Abschnitte unterscheiden, den im Genitalstrang eingeschlossenen und den im Rand der breiten Mutterbänder gelegenen. Der letztere wird zum Eileiter mit dem Tubentrichter (der Tuba Fallopiae) (Fig, 265 *t*, 266, 267 *t*, *t'*). Hierbei scheint das vordere Ende des MÜLLER'schen Ganges, das beim Embryo weit nach vorn reicht und hier in das Zwerchfellsband der Urniere eingeschlossen ist, rückgebildet zu werden, während die bleibende Oeffnung (Fig. 265 *t* u. Fig. 266 *t'*) wahrscheinlich ganz neu entsteht. Auf den vorderen rückgebildeten Theil ist vielleicht — es handelt sich hier um noch nicht ganz klar gelegte Verhältnisse — die MORGAGNI'sche Hydatide zurückzuführen (Fig. 265 *hy*). Sie ist ein kleines Bläschen, das durch einen längeren oder kürzeren Stiel mit einer Franse vom Trichter des Eileiters verbunden ist.

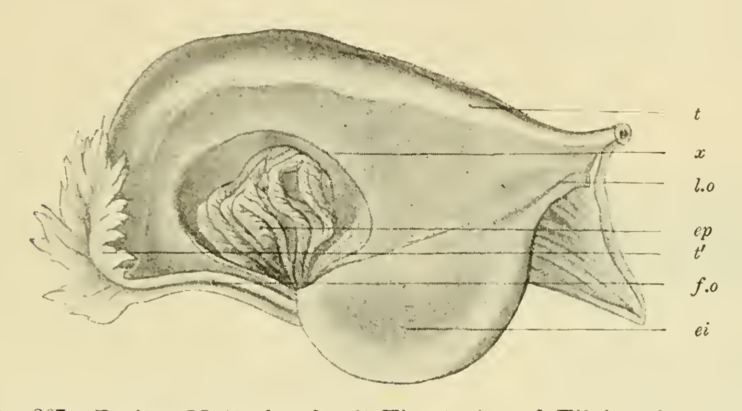


Fig. 267. **Breites Mutterband mit Eierstock und Eileiter im ausgebildeten Zustand, von hinten gesehen.**

ei Eierstock. *t* Eileiter. *t'* Ostium abdominale tubae mit Fimbrien. *f.o* Fimbria ovarii. *l.o* Ligamentum ovarii. *x* ein Stück des Bauchfellüberzuges ist wegpräparirt, um das Epoophoron *ep* (Nebeneierstock) zu sehen.

Aus dem im Genitalstrang eingeschlossenen Theil (Fig. 259 *mg*) der MÜLLER'schen Gänge bilden sich, wie THIERSCH und KÖLLIKER für Säugethiere und später DOHRN, TOURNEUX, LÉGAY für den Menschen gezeigt haben, die Gebärmutter und die Scheide (Fig. 265 *ut* u. *sch*), und zwar durch einen Verschmelzungsprocess, der sich beim Menschen im zweiten Monat vollzieht. Wenn die MÜLLER'schen Gänge (Fig. 268 *mg*) dicht zusammengerückt sind, verdünnt sich zwischen ihnen die Scheidewand und reisst zuerst in der Mitte des Genitalstrangs ein. So entwickelt sich aus ihnen durch Weitergreifen des Processes ein einfacher Schlauch (der Sinus genitalis), welcher auch im männlichen Geschlecht als rudimentäres Organ angelegt wird und der bereits erwähnte Sinus prostaticus oder Uterus masculinus ist (Fig. 262 *u.m*). Beim Weibe sind am Sinus genitalis sehr frühzeitig ein proximaler grösserer und distaler kleinerer Abschnitt zu unterscheiden, wie von NAGEL nachgewiesen worden ist. Der erstere zeigt auf dem Querschnitt eine querovale Höhlung und wird von einem Epithel aus hohen schmalen Cylinderzellen ausgekleidet. Der distale Abschnitt ist solid und wird

von grossen, protoplasmareichen Epithelzellen ganz ausgefüllt. Der eine wird zur Gebärmutter, der andere zur Scheide. Im sechsten Monat beginnen sich Gebärmutter und Scheide schärfer von einander zu sondern. Der obere, die Eileiter aufnehmende Abschnitt erhält sehr dicke und muskulöse Wandungen und eine enge Höhlung und grenzt sich nach abwärts durch einen einspringenden, ringförmigen Wulst, der zur Vaginalportion wird, gegen den unteren Abschnitt, die Scheide, ab, die geräumiger bleibt und eine dünnere Wandung besitzt.

Gleich dem Hoden haben auch die Eierstöcke einen nicht unbeträchtlichen Ortswechsel durchzumachen: den Descensus ovariorum (Fig. 265 *ei'*, *t'*), welcher dem Descensus testiculorum entspricht. Zur Zeit, wo die Urniere zu schwinden beginnt, rücken die Eierstöcke schon im dritten Monat des embryonalen Lebens von der Gegend der Lendenwirbelsäule in das grosse Becken hinab, wo man sie median vom Musculus psoas findet. Wahrscheinlich wirkt auch auf diese Lageveränderung das schon oben beschriebene, dem weiblichen Geschlecht gleichfalls nicht fehlende Leistenband der Urniere hin (Fig. 265 *rm*). Das Band sondert sich, wie kürzlich Wieger gezeigt hat, in drei verschiedene Abschnitte dadurch, dass es eine feste Verbindung mit den Müller'schen Gängen an der Stelle gewinnt, wo sie sich zum Geschlechtsstrang an einander legen. Der oberste Abschnitt wird zu einem Zug glatter Muskelfasern, der, vom Parovarium ausgehend, im Hilus des Eierstocks eingebettet ist; er setzt sich in den zweiten Abschnitt oder das Ligamentum ovarii (*lo'*) und dieses in das runde Mutterband (*rm*) fort (Ligamentum teres uteri). Letzteres, aus dem dritten, am mächtigsten entwickelten Abschnitt des Leistenbandes hervorgegangen, reicht vom oberen Ende des Genitalstrangs bis zur Leistengegend.

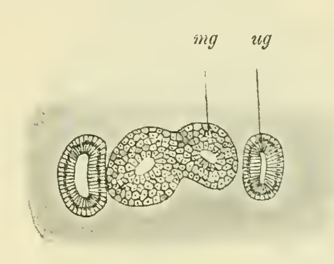


Fig. 268. **Querschnitt durch den Genitalstrang.** Nach Tourneux und Légay.
Der Querschnitt zeigt die Verschmelzung der Müller'schen Gänge *mg*. *ug* Urnierengänge.

Hier findet sich, wie im männlichen Geschlecht, gewöhnlich eine kleine Ausstülpung des Bauchfells, der Processus vaginalis peritonei, welcher sich zuweilen noch als Diverticulum Nuckii beim Erwachsenen erhält und dann Ursache für Bildung von Leistenbrüchen auch im weiblichen Geschlecht werden kann. An dieser Stelle tritt das runde Mutterband durch die Bauchwand hindurch und endet in der äusseren Haut der grossen Schamlippen.

In seinen letzten Stadien vollzieht sich der Descensus beim Weibe in einer anderen Weise als beim männlichen Geschlecht. Denn anstatt wie die Hoden nach der Leistengegend vorzurücken, senken sich vielmehr die Eierstöcke, wenn die Entwicklung eine normale ist, im neunten Monat in das kleine Becken hinein. Hier sind sie zwischen Blase und Mastdarm in das breite Mutterband eingeschlossen, welches sich aus den Bauchfellfalten entwickelt, in welche ursprünglich Urniere, Eierstöcke und Müller'sche Gänge eingebettet sind.

Auf dieses letzte Stadium des Descensus beim Weibe kann natürlich nicht das runde Mutterband von Einfluss sein, da es nur einen Zug nach der Leistengegend hin, wo sein Ansatzpunkt ist, ausüben kann. Das Herabsteigen in das kleine Becken scheint vielmehr dadurch, dass

der untere Abschnitt der MÜLLER'schen Gänge sich zur Gebärmutter umwandelt, bedingt zu sein. Sind doch die Eierstöcke auch mit der Gebärmutter durch einen derben Bindegewebsstrang, das Ligamentum ovarii, verbunden.

In seltenen Ausnahmefällen können im weiblichen Geschlecht die Eierstöcke fortfahren, ihre Lage in einer dem Manne entsprechenden Weise zu verändern. Sie wandern dann nach der Leistengegend hin bis zum Eingang in den Scheidenfortsatz (Diverticulum Nuckii). Zuweilen machen sie hier in ihrer Vorwärtsbewegung Stillstand; ab und zu aber treten sie noch weiter in die Bauchwand durch den Leistencanal ein; ja sie können, wie in mehreren Fällen beobachtet worden ist, ganz durch die Bauchwand hindurchdringen und sich schliesslich in die grossen Schamlippen einbetten. Diese gewinnen dann eine sehr grosse Aehnlichkeit mit dem Hodensack des Mannes.

i) Die Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile.

Das Capitel, welches über Harn- und Geschlechtsorgane handelt, ist wohl der geeigneteste Ort, um gleich auf die Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane mit einzugehen, obwohl dieselben nicht aus dem mittleren, sondern theils aus dem äusseren, theils aus dem inneren Keimblatt ihren Ursprung nehmen. Um eine erschöpfende Darstellung von ihnen zu geben, müssen wir auf ziemlich frühe Entwicklungsstufen zurückgreifen, nämlich auf die Zeit, wo sich beim Embryo die WOLFF'schen und die MÜLLER'schen Gänge anlegen. In dem vordersten Bereich des Embryo zuerst entstanden, wachsen die Gänge nach hinten und münden schliesslich in der Nähe der Aftermembran und der Allantois in die Cloake ein, welche zu dieser Zeit noch durch die schon früher (Seite 280) besprochene Aftermembran gegen die Aussenwelt abgeschlossen ist (Fig. 269).

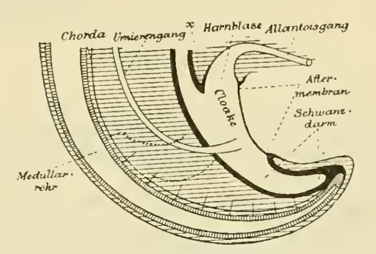


Fig. 269. **Profilconstruction nach einem Plattenmodell eines menschlichen Embryo von 4mm Länge,** nach KEIBEL.
* * * zeigt die caudale Grenze des Coeloms, - - - zeigt die caudale Grenze der unteren Extremitäten an.

Unter Cloake verstehen wir den hinter der Aftermembran oder, wie wir sie mit RETTERER nennen können, der Cloakenmembran gelegenen, einheitlichen Raum, in welchen Enddarm, Schwanzdarm und Harnsack zusammen einmünden. Wenn nach einiger Zeit die Membran, welche auf ihrer äusseren Fläche eine kleine Grube (Aftergrube) zeigt, einreisst, entsteht unter der Wurzel des Schwanzes eine Oeffnung, welche sich als solche bei niederen Wirbelthieren, wie bei den Amphibien, Reptilien und Vögeln dauernd erhält. Durch sie werden dann die verschiedenartigsten Abscheidungsproducte des Körpers nach aussen entleert, aus dem Enddarm die Fäcalmassen, aus den Nieren der Harn und aus den Geschlechtsdrüsen die männlichen und die weiblichen Geschlechtsproducte. Auch bei den niedersten Säugethieren, den Monotremen, bleibt die Cloakenöffnung während des ganzen Lebens erhalten; bei den übrigen Säugethieren findet sie sich nur am Anfang der Entwicklung; dann schwindet das „Monotremenstadium", indem die Cloake in gleich

näher zu beschreibender Weise in zwei hinter einander gelegene Räume mit gesonderten Oeffnungen zerlegt wird.

Die Zerlegung der Cloake in einen dorsalen und einen ventralen Raum geht während der Entwicklung allmählich vor sich und wird dadurch herbeigeführt, dass die Substanzbrücke, welche den Harnsack und das Darmrohr bei ihrer Einmündung in die Cloake gegen einander abgrenzt, tiefer nach abwärts wächst. Auch sind bei der Zerlegung noch zwei Längsfalten (Keibel) betheiligt, welche im Anschluss an die eben erwähnte Substanzbrücke an der linken und rechten Seitenwand der Cloake von oben nach unten herablaufen und indem sie immer weiter nach innen vorwachsen und einspringen, die frontale Scheidewand ver-

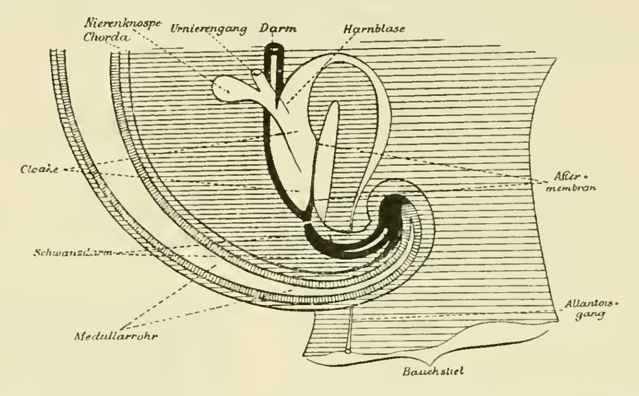


Fig. 270. **Profilconstruction nach einer Serie durch einen menschlichen Embryo von 8 mm St.-N.-L.** Nach Keibel.

vollständigen helfen (Fig. 270). Der sich so aus der Cloake immer mehr absondernde, vordere Raum wird zur Vergrösserung des Harnsacks, der hintere Raum zur Vergrösserung des Mastdarms verwandt. Beide Abschnitte unterscheiden sich übrigens, worauf Keibel aufmerksam macht, schon vor ihrer Trennung durch die verschiedenartige Beschaffenheit ihres Epithels, welches im ventralen Abschnitt niedrig, im dorsalen dagegen hoch ist.

Der so eingeleitete Trennungsprocess hat auch noch wichtige Veränderungen in den Einmündungen der Urnierengänge zur Folge. Da diese sich von Anfang an in der Nähe des Harnsacks in dem ventralen Abschnitt der Cloake finden, so müssen sie später mit dem Vorrücken der Scheidewandbildung bald in den durch Zuwachs aus der Cloake entstandenen, untersten Abschnitt des Harnsacks mit aufgenommen werden.

Noch eine zweite wichtige Lageveränderung spielt sich bald darauf an den Urnierengängen ab. Wie schon auf Seite 356 beschrieben wurde, wächst aus ihrem Endstück dicht an der Einmündung in die Allantois der Harnleiter (Nierenknospe) hervor. Vorübergehend münden daher beide Canäle mit einem kurzen gemeinsamen Endstück in den Harnsack ein. Dann erhalten sie getrennte Einmündungen an der Blasenwand, indem das ihnen gemeinsame Endstück schwindet, sei es, dass es durch Vorwachsen einer Scheidewand in 2 Kanäle getrennt wird, oder dass es beim Wachsthum in die Blasenwand mit einbezogen wird. Weiterhin rücken die beiden so getrennten Einmündungen auf eine

weite Entfernung aus einander, was wohl dadurch zu erklären ist, dass durch eigenthümliche Wachsthumsvorgänge die zwischen ihnen gelegene Wandstrecke sich unverhältnissmässig rasch vergrössert (Fig. 271). Auf diese Weise kommen die Harnleiter an der hintern Wand des Harnsacks viel höher zur Einmündung als die Urnierengänge. Den letztern entlang sind jetzt auch die Müller'schen Gänge bis nach hinten gewachsen und münden zwischen ihnen in die Allantois ein (siehe Seite 358). Alle 4 Kanäle zusammen bilden in Bindegewebe eingehüllt den Genitalstrang (Seite 374).

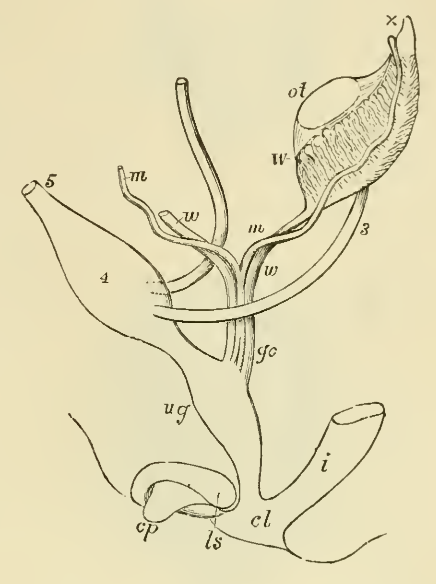


Fig. 271. **Schema der Urogenitalorgane eines Säugethiers aus frühem Stadium.** Nach Allen Thomson, aus Balfour.

Die Theile sind vorzugsweise im Profil, der Müller'sche und der Urnierengang aber von vorn gesehen dargestellt.

3 Ureter. *4* Harnblase. *5* Urachus. *ot* Keimdrüse (Eierstock oder Hoden). *W* linke Urniere. *x* Zwerchfellsband der Urniere. *w* Urnierengang. *m* Müller'scher Gang. *gc* Genitalstrang aus den von gemeinsamer Scheide umschlossenen Wolff'schen und Müller'schen Gängen bestehend. *i* Mastdarm. *ug* Urogenitalsinus. *cp* Geschlechtshöcker, der zur Clitoris oder zum Penis wird. *ls* Geschlechtswülste, aus denen die grossen Schamlippen oder der Hodensack hervorgehen.

Wenn die Umwandlungen soweit gediehen sind, kann man an der Allantois, soweit sie in der vorderen Bauchwand gelegen bis zum Nabel reicht, drei verschiedene Abschnitte deutlich unterscheiden (Fig. 271): 1) den Sinus urogenitalis (*ug*), 2) die eigentliche Harnblase im engeren Sinne (4), 3) den Urachus (5).

Als Sinus urogenitalis (Joh. Müller) wird der untere, etwas engere Abschnitt bezeichnet, der die Urnierengänge und die Müller'schen Gänge aufnimmt und welcher sich durch das oben beschriebene Vorwachsen einer Scheidewand von dem anfänglich grösseren Cloakenraum abgetrennt hat. Er mündet vor dem Enddarm in den Rest der Cloake ein, die sich nach Schwund der Aftermembran nach aussen geöffnet hat.

Zur Harnblase im engeren Sinne wird der Theil, welcher an seiner hintern Wand die beiden Harnleiter aufnimmt. Beim Menschen, bei welchem die Allantois Anfangs ein enges Rohr darstellt, das vom Nabel noch in den Nabelstrang eine Strecke weit hineinreicht, weitet er sich im zweiten Monat ein wenig aus und stellt einen spindligen Körper dar, der sich nach oben verjüngt und in eine engere Röhre übergeht. Letztere ist der Urachus, der sich bis zum Nabel erstreckt und sich dort in den ausserembryonalen Theil des Allantoisrohrs fortsetzt, welches frühzeitig beim Menschen rückgebildet wird. (Siehe Seite 246.) Beim Menschen beginnt der Urachus schon gegen das Ende des embryonalen Lebens zu verkümmern; er liefert nebst dem ihn einhüllenden Bindegewebe einen Strang, das Ligamentum vesico-umbilicale medium, welches von dem Scheitel der Blase (Fig. 259 *hbl'*) bis zum Nabel führt und im ersten Lebens-

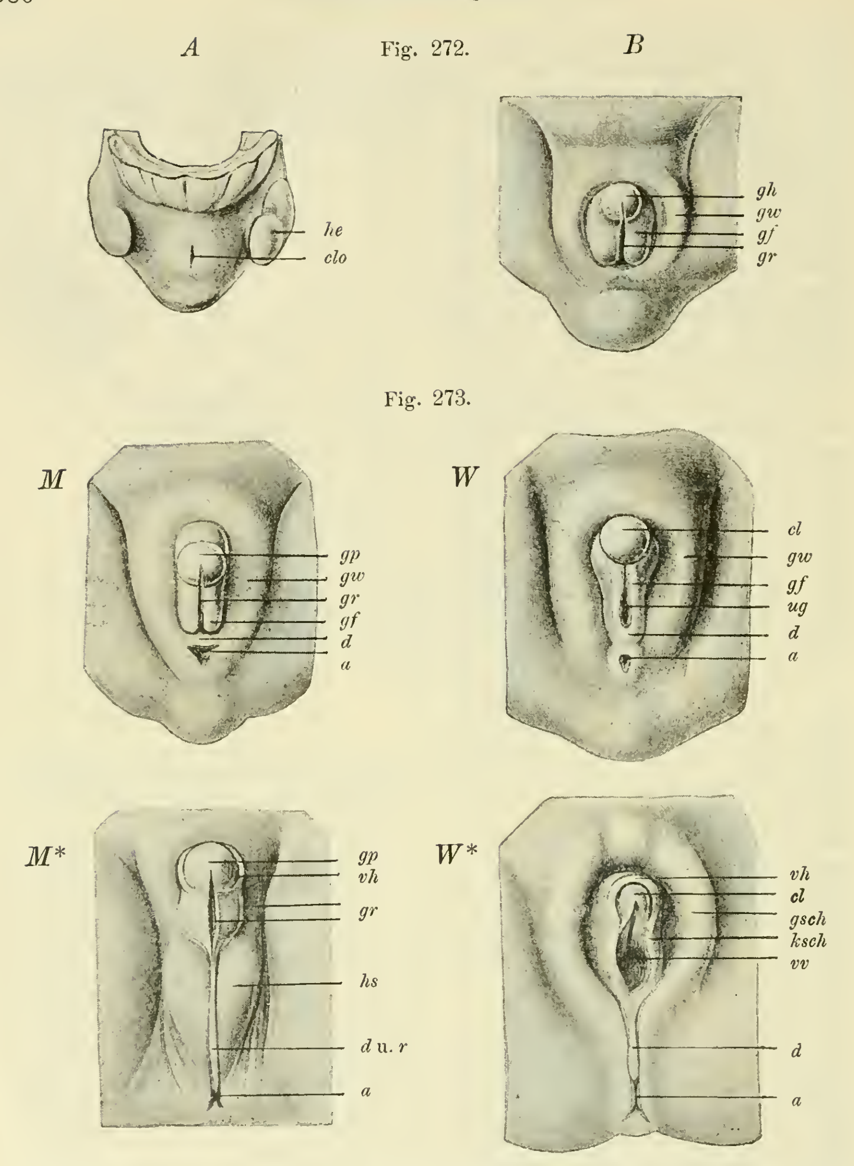


Fig. 272 und 273. **6 Stadien zur Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane im männlichen und im weiblichen Geschlecht.** Nach Ecker-Ziegler'schen Wachsmodellen.

Obwohl in neueren Abhandlungen Abbildungen gegeben sind, welche die fraglichen Verhältnisse genauer darstellen, sind die vorliegenden Figuren doch beibehalten worden, da die Ecker-Ziegler'schen Wachsmodelle als Unterrichtsmittel allgemein eingeführt sind und zur Veranschaulichung der Entwicklung der äusseren Geschlechtsorgane dienen, welcher Zweck ja auch durch sie in befriedigender Weise erreicht wird.

Fig. 272. *A* und *B*. Zwei Stadien, in denen eine Geschlechtsverschiedenheit noch nicht zu erkennen ist. *B* von einem 8 Wochen alten Embryo.

Fig. 273. Die beiden Stadien *M* und *M** von $2^1/_2$ und 3 Monate alten Embryonen zeigen die Umbildung der ursprünglichen Anlage im männlichen Geschlecht. Die Stadien *W* und *W** stellen die Umbildung im weiblichen Geschlecht dar. ($2^1/_2$ und $4^1/_2$ Monat.)

Für alle Figuren gelten dieselben Bezeichnungen.

hc hintere Gliedmaasse. *clo* Cloake. *gh* Geschlechtshöcker. *gf* Geschlechtsfalte. *gr* Geschlechtsrinne. *gw* Geschlechtswülste. *gp* (Glans penis) Eichel. *cl* Clitoris. *d* Damm. *a* After. *ug* Eingang zum Sinus urogenitalis oder Vestibulum vaginae. *vv* Vestibulum vaginae (Scheidenvorhof). *vh* Vorhaut. *hs* Hodensack. *d* u. *r* Raphe perinei und scroti. *gsch* grosse Schamlippen (Labia majora). *ksch* kleine Schamlippen (Labia minora).

jahre häufig noch einen Epithelstrang, einen Rest der ursprünglichen Epithelröhre, einschliesst.

Die Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile beginnt sich in der Umgebung der Cloake schon sehr frühzeitig bemerkbar zu machen. Bei menschlichen Embryonen, welche 11—13 mm lang sind (NAGEL), entsteht am vorderen Ende der Cloake, die zu dieser Zeit noch durch die zu einer Rinne vertiefte Cloakenmembran verschlossen ist, durch Wucherung des Bindegewebes ein kleiner, nach aussen vorspringender Hügel, der Geschlechtshöcker (Fig. 272 *B gh*). An seiner unteren Fläche befindet sich eine seichte Rinne (*gr*), die sich nach abwärts bis zur Cloakenmembran erstreckt. Von der Rinne dringt eine Epithelleiste (ektodermale Urogenitalplatte) ziemlich tief in den Geschlechtshöcker von seiner Basis bis zu seiner Spitze hinein.

In den nächsten Wochen der Entwicklung springt der Höcker noch mehr nach aussen hervor und gestaltet sich dabei zu dem Geschlechtsglied um, welches ursprünglich in beiden Geschlechtern gleich beschaffen ist. Dabei weicht die oben erwähnte Epithelleiste ihrer ganzen Länge nach in zwei Epithellamellen aus einander; in Folge dessen wird die ursprünglich seichte Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtsgliedes zu einer tiefen Spalte umgewandelt, die links und rechts von scharfen, vorspringenden Rändern der Geschlechtsfalten (*gf*) eingeschlossen wird.

Um die Cloake und den an ihrem ventralen Ende sich erhebenden Geschlechtshöcker ist zu dieser Zeit noch eine ringförmige Falte, der Geschlechtswulst, immer deutlicher erkennbar geworden.

Endlich sind auch Veränderungen zu erwähnen, durch welche die schon früher eingeleitete und auf Seite 384 beschriebene Sonderung der Cloake in zwei getrennte Canäle zu ihrem Abschluss gebracht wird. Die frontale Scheidewand nämlich und die von der Seitenfläche der Cloake vorspringenden Falten wachsen so weit nach abwärts und einander entgegen, dass sie die Cloakenmembran erreichen und sich mit ihr und unter einander verbinden. Die Cloake hat sich somit jetzt vollständig in den ventral gelegenen Sinus urogenitalis und in den Mastdarm getrennt. Beide Canäle öffnen sich dann bald nach aussen, indem in den Verschlussplatten die Epithelzellen aus einander weichen. Man bemerkt daher jetzt in der Geschlechtsgegend (Fig. 273 *M* und *W*) eine hintere Oeffnung, den After (*a*), und getrennt von ihr durch eine schmale Scheidewand (*d*) einen gesonderten Eingang in den Sinus urogenitalis (*ug*), welcher sich an der unteren Fläche des Geschlechtsglieds in die tiefe Geschlechtsrinne fortsetzt. Die ursprünglich schmale Scheidewand zwischen After und Geschlechtsöffnung verdickt sich immer mehr bis zum Ende des embryonalen Lebens, drängt die beiden Oeffnungen schliesslich weit aus einander und bildet zwischen ihnen den sogenannten Damm (Fig. 273 *M** u. *W**, *d*). Hierbei rückt der After (*a*) ganz aus dem Bereich des oben erwähnten Geschlechtswalles (Fig. 272 *B gw*) heraus.

Vom vierten Monat an treten in der Entwicklung der äusseren Geschlechtstheile bei männlichen und bei weiblichen Embryonen grössere Verschiedenheiten hervor.

Beim Weibe (Fig. 273 *W* u. *W**) sind im Ganzen die Umbildungen der ursprünglich gemeinsamen, embryonalen Grundlage nur geringfügiger Art; der Geschlechtshöcker wächst nur noch langsam weiter und wird zum weiblichen Glied, der Clitoris (*cl*). Sein vorderes Ende beginnt sich zu verdicken und von dem übrigen Körper als Eichel abzusetzen. Um dieselbe schlägt sich durch einen Faltungsprocess der Haut eine Art von Vorhaut (das Praeputium clitoridis) (Fig. 273 *W**, *vh*) herum. Die beiden Geschlechtsfalten (*W*, *gf*), welche die Rinne an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers begrenzt haben, nehmen beim Weibe eine stärkere Entwicklung als beim Manne und gestalten sich zu den kleinen Schamlippen (Labia minora) um (*W**, *ksch*). Der Zwischenraum zwischen ihnen (*W*, *ug*) und seine Fortsetzung nach Innen, der Sinus urogenitalis, welcher den Ausführgang der Harnblase und die durch Verschmelzung der Müller'schen Gänge gebildete Scheide aufnimmt, heisst nun Scheidenvorhof oder Vestibulum vaginae (*W**, *vv*). Die Geschlechtswülste (*W*, *gw*) werden beim Weibe durch Einlagerung von Fettgewebe sehr voluminös und gehen auf diese Weise in die grossen Schamlippen (Labia majora) über (*W**, *g.sch*).

Viel tiefgreifendere Umwandlungen haben die entsprechenden Anlagen beim männlichen Geschlecht durchzumachen (Fig. 272 *M* und *M**). Durch ein ausserordentlich starkes Längenwachsthum gestaltet sich der Geschlechtshöcker zum männlichen Glied oder dem Penis um, welcher der Clitoris des Weibes entspricht. Wie diese besitzt er eine vordere, knopfartige Anschwellung, die Eichel (*M*, *gp*), welche von einer Hautfalte, dem Praeputium (*M**, *vh*), umfasst wird. Der Sinus urogenitalis, der beim Weibe als Scheidenvorhof kurz und weit bleibt, verlängert sich beim Manne in einen langen, engen Canal, die Harnröhre. Es geschieht dies dadurch, dass die Furche an der unteren Fläche des Geschlechtshöckers (*M*, *gr*) sich bei der Entwicklung desselben mit in die Länge auszieht und gleichzeitig vertieft, und dass die sie einfassenden Geschlechtsfalten (*gf*) sich schon im vierten Monat mit ihren Rändern eng an einander legen (*M**) und nach und nach verschmelzen, bis auf eine kleine an der Spitze der Eichel übrig bleibende Oeffnung.

Der Anfang der Harnröhre erfährt vom dritten Monat an Veränderungen, durch welche die Vorsteherdrüse oder Prostata gebildet wird (Fig. 262 *pr*). Die Wandungen nämlich verdicken sich beträchtlich, erhalten glattes Muskelgewebe und stellen einen ringförmigen Wulst dar, in welchen vom Epithel des Rohrs mehrere Ausstülpungen hineindringen und durch ihre Verästelungen die drüsigen Partieen des Organes liefern. An seiner hinteren Wand finden sich, wie bekannt, die Ausmündungen der Samenleiter (*dej*) und zwischen ihnen der Sinus prostaticus oder Uterus masculinus (*um*), der aus den Müller'schen Gängen entstanden ist. (Siehe Seite 376.)

Eine zweite Verwachsung gehen beim Manne die Geschlechtswülste (Fig. 273 *M*, *gw*) ein, welche beim Weibe zu den grossen Schamlippen werden. Sie legen sich um die Wurzel des Penis herum und verwachsen dabei in der Medianebene, an welcher die Vereinigungsstelle auch später noch durch die sogenannte Raphe scroti (*M**, *r*) angedeutet wird. In den so gebildeten Hodensack (*M**, *hs*) wandern dann, wie schon oben (Seite 377) erwähnt, die Hoden gegen Ende des embryonalen Lebens hinein.

Aus der Thatsache, dass ursprünglich die äusseren Geschlechtstheile in beiden Geschlechtern ganz gleichartig beschaffen sind, erklärt sich auch die Erscheinung, dass bei Störung des normalen Entwicklungsganges Formen zu Stande kommen, bei welchen unter Umständen ausserordentlich schwer zu unterscheiden ist, ob man es mit männlichen oder weiblichen äusseren Geschlechtstheilen zu thun hat. Es sind diese Fälle in früheren Zeiten fälschlicher Weise als Zwitterbildung oder Hermaphroditismus bezeichnet worden. Sie können eine doppelte Art der Entstehung haben. Entweder sind sie darauf zurückzuführen, dass im weiblichen Geschlecht der Entwicklungsprocess in ähnlicher Weise wie beim Manne weiter als normal fortschreitet, oder darauf, dass beim Manne die Entwicklungsprocesse frühzeitig einen Stillstand erfahren und dadurch zu Bildungen führen, die den weiblichen Geschlechtstheilen ähnlich sind.

Was die erstere Art der Missbildungen betrifft, so nimmt im weiblichen Geschlecht zuweilen der Geschlechtshöcker eine solche Form und Grösse an, dass er in jeder Beziehung dem männlichen Gliede gleicht. Die Uebereinstimmung kann noch grösser werden, wenn die Eierstöcke anstatt ins kleine Becken nach der Leistengegend hinwandern, durch die Bauchwand hindurchdringen und sich in die grossen Schamlippen einbetten. In Folge dessen legen sich die letzteren über die Wurzel der mächtigen Clitoris herüber und täuschen eine Art von Hodensack vor.

Häufiger sind die Missbildungen im männlichen Geschlecht, welche zur Annahme des Hermaphroditismus Veranlassung gegeben haben. Sie sind darauf zurückzuführen, dass die Verwachsungsprocesse, die normaler Weise sich abspielen, unterblieben sind. Wir erhalten dann ein Geschlechtsglied, das gewöhnlich verkümmert ist, an dessen unterer Fläche anstatt der Harnröhre nur eine Furche verläuft, eine Missbildung, welche als Hypospadie bezeichnet wird. Mit diesen Bildungsfehlern kann sich zweitens eine Hemmung des normalen Descensus testiculorum verbinden. Die Hoden bleiben in der Leibeshöhle liegen, und die Geschlechtswülste gewinnen so eine grosse Aehnlichkeit mit den grossen Schamlippen des Weibes.

Ueber die Entwicklung der Corpora cavernosa penis und des Corpus cavernosum urethrae haben Retterer und Tourneux ausführliche Angaben gemacht.

„Die Cooper'schen Drüsen beim Manne, die Bartholini'schen beim Weibe gehen aus paarigen Ausstülpungen des unteren Theiles des Sinus urogenitalis hervor. Nach van Ackeren beginnt die Entwicklung der Drüsen beim Manne gegen Ende des vierten Monats; während des fünften Monats nehmen die Aeste (Acini) an Zahl zu und sind von einander durch beträchtliche Mengen von Mesenchymgewebe getrennt.“ (Sedgwick Minot.)

III. Die Entwicklung der Nebennieren.

Die Besprechung der Entwicklung der Nebennieren geschieht am besten im Anschluss an das Urogenitalsystem. Denn abgesehen davon, dass die Nebennieren und die Harngeschlechtsorgane bei allen Wirbelthieren räumlich sehr nahe zusammengelagert sind, stehen sie auch in ihrer Entwicklungsgeschichte in sehr naher Beziehung zu einander. Es geht dies aus den neueren Untersuchungen von Weldon, Janosik,

Mihalkovics, Semon, Hoffmann etc. hervor, welche vielleicht auch geeignet sind, der physiologischen Forschung die Richtung anzugeben, in welcher man über die noch immer räthselhafte Function der Nebennieren wird Aufschluss erhalten können.

Bekanntlich unterscheidet man bei den Nebennieren zwei verschiedene Substanzen, die bei den Säugethieren nach ihrer gegenseitigen Lage als Mark und Rinde beschrieben werden. Die meisten Forscher nehmen für sie einen doppelten Ursprung an.

Das Mark lassen Balfour, Braun, Kölliker, Mitsukuri etc. von den Ganglienanlagen des sympathischen Grenzstranges abstammen, daher denn in manchen Lehrbüchern die Nebennieren auch beim Sympathicus abgehandelt werden.

Ueber die Entwicklung der Rindensubstanz dagegen herrschen verschiedene Auffassungen. Balfour, Braun, Brunn, Mitsukuri leiten sie von Anhäufungen von Bindegewebszellen ab, welche sich am vorderen Abschnitt der Urniere im Verlauf der unteren Hohl- und Cardinalvene bilden. Sedgwick Minot, welcher derselben Ansicht ist, bezeichnet sie daher als mesenchymale, das Mark als sympathische Anlage. Dagegen sind nach Janosik, Weldon, Mihalkovics, Semon, Hoffmann, Hans Rabl die Zellenanhäufungen, welche die Rindensubstanz der Nebenniere liefern, epithelialen Ursprungs. Nach Janosik und Mihalkovics ist es das Keimepithel im vordersten Abschnitt der Geschlechtsleiste, welches durch seine Wucherung das Baumaterial für die Nebenniere liefert. Mihalkovics nennt daher die letztere auch geradezu „einen abgetrennten Theil der geschlechtlich undifferenzirten, also auf einem niedrigen Stadium der Entwicklung stehenden Geschlechtsdrüse“. Weldon hinwider bringt die Nebenniere mit dem vordersten Abschnitt der Urniere in Beziehung. Nach seiner Darstellung, welche in den neuesten, wichtigen Untersuchungen von Semon und Hoffmann, die sich auf Amphibien und Vögel beziehen, im Grossen und Ganzen eine Bestätigung gefunden hat, sind die Geschlechtsstränge der Urniere bei der Bildung der Nebenniere betheiligt. Wenn sie aus dem Epithel der Malpighi'schen Knäuel in der früher beschriebenen Weise (S. 369, 371) hervorsprossen, theilen sie sich am Kopfende der Urniere in zwei Zweige. Der eine von ihnen wächst ventralwärts in die Anlage der Geschlechtsdrüse hinein, der andere (Nebennierenstränge von Semon, cordons renaux von Hoffmann) wendet sich dorsalwärts und breitet sich in der Nachbarschaft der Hohlvene aus.

Uebrigens beschreibt auch Mihalkovics an einzelnen Stellen einen Zusammenhang der Geschlechtsstränge mit der Anlage der Nebenniere, lässt aber beide aus Wucherung des Epithels der Leibeshöhle entstehen. Der Zusammenhang wird später durch dazwischen dringende Blutgefässe aufgehoben.

Während ihrer Entwicklung ist die Nebenniere eine Zeit lang von recht ansehnlicher Grösse. Bei den Säugethieren verdeckt sie vorübergehend die viel kleinere Niere, so bei dem Fig. 260 abgebildeten menschlichen Embryo der achten Woche, bei welchem links die Nebenniere (*nn*) in normaler Lage zu sehen ist, während sie rechts entfernt ist, um die Niere (*n*) blosszulegen; dann bleibt sie hinter der Niere im Wachsthum zurück, ist aber beim Neugeborenen (Fig. 248), wo sie schon als halbmondförmiger Körper (*nn*) der Niere (*n*) aufsitzt, im Verhältniss zu ihr immer noch grösser als beim Erwachsenen.

Während der Entwicklung scheinen sich zuweilen einzelne kleine Partieen von der Anlage der Nebennierenrinde abzutrennen und in der Nachbarschaft der Geschlechtsorgane zu bleiben, deren Lageveränderungen sie mit durchmachen. So erklären sich wohl die von Marchand beobachteten, accessorischen Nebennieren am Rande des breiten Mutterbandes.

Zusammenfassung.

1) Als Bildungsproducte des mittleren Keimblattes sind aufzuführen: das Epithel der Leibeshöhle (des Herzbeutels, der Brust- und Bauchhöhle, der Höhle des Hodensacks), die gesammte willkürliche, quergestreifte Musculatur, die Samen- und Eizellen, das Epithel der Geschlechtsdrüsen, der Nieren und ihrer Ausführwege, die Rindenstränge der Nebenniere.

Die Entwicklung der Musculatur.

2) Am Rumpf entwickelt sich die Musculatur allein aus den Ursegmenten, und zwar aus der an Chorda und Nervenrohr angrenzenden Zellschicht, welche durch Abscheidung von Muskelfibrillen sich zu einer Muskelplatte umgestaltet.

3) Die Muskelplatte vergrössert sich dorsal und ventral, wo sie in die äussere (laterale) Epithelschicht der Ursegmente übergeht (Wachsthumszone), und breitet sich nach oben über das Nervenrohr, nach abwärts in die Bauchwandungen hinein aus.

4) Die ursprüngliche Musculatur besteht aus Segmenten längsverlaufender Fasern (Myomeren), welche durch bindegewebige Scheidewände (Ligamenta intermuscularia) von einander getrennt sind.

5) Die Musculatur bewirkt die erste Gliederung des Körpers der Wirbelthiere in gleichartige Folgestücke oder Metameren.

6) Von den Muskelplatten wachsen Knospen (Selachier) in die Anlagen der Gliedmaassen hinein und liefern so die Grundlage für die ganze Extremitätenmusculatur.

7) Am Kopfabschnitt der Wirbelthiere entwickelt sich die Musculatur nicht allein aus den Ursegmenten, über deren Zahl noch keine Einigung erzielt ist, sondern auch aus dem Theil des mittleren Keimblattes, welcher den Seitenplatten des Rumpfes entspricht, und welcher durch die Entstehung der Schlundspalten in einzelne, bei den Selachiern mit Höhlen versehene Schlundbogenstränge zerlegt wird.

8) Aus den Ursegmenten des Kopfes bilden sich die Augenmuskeln und aus den Schlundbogensträngen die Kaumuskeln, die Muskeln des Zungenbeinbogens und der Gehörknöchelchen (?).

Die Entwicklung des Urogenitalsystems.

9) Die erste Anlage des Urogenitalsystems ist in beiden Geschlechtern ein und dieselbe; sie besteht 1) aus drei Paar Canälen, dem Vor- oder Urnierengang, dem Müller'schen Gang und dem Harnleiter; 2) aus vier Paar Drüsen, der Vorniere, der Urniere, der Niere und der zuerst indifferenten Geschlechtsdrüse.

10) Vorniere und Vornierengang entstehen aus mehreren, segmental auftretenden Auswüchsen des parietalen Mittelblattes, die sich zu einem Längsstrang verbinden, der sich später aushöhlt.

11) Die segmental entstandenen, in querer Richtung verlaufenden Zellstränge werden, indem sie eine Höhlung erhalten, zu den Vornierencanälchen und bleiben durch Flimmertrichter (Nephrostome) mit der Leibeshöhle in Verbindung. In unmittelbarer Nähe der Flimmertrichter entwickelt sich zur Seite des Mesenteriums ein Malpighi'scher Gefässknäuel (Glomerulus, Glomus), der später bei manchen Wirbelthieren (Teleostiern) in einen abgekapselten Theil der Leibeshöhle, in eine Vornierenkammer, zu liegen kommt.

12) Der im Zusammenhang mit den Vornierencanälchen gebildete Längsstrang wird zum vordersten Theil des Vornieren- oder Urnierengangs. Er verlängert sich allmählich nach hinten, bis er die Cloake (letztes Stück des Enddarms) erreicht, mit ihrer Wand verschmilzt und seine hintere Ausmündung dadurch erhält. Das Auswachsen nach hinten geschieht in einer zweifach verschiedenen Weise:

a) Bei den Selachiern und Säugethieren verbindet sich das hintere Ende des vorn entstandenen, kurzen Längscanals mit dem äusseren Keimblatt und wächst diesem entlang nach hinten, bis es die Cloake erreicht.

b) Bei den übrigen Wirbelthieren springt das hintere Ende des vorn entstandenen Vornierengangs als ein abgerundeter Höcker frei in den Zwischenraum zwischen mittlerem und äusserem Keimblatt hinein und wächst frei nach hinten aus, bis es sich mit der Cloakenwand verbindet.

13) Hinter der Vorniere entsteht die Urniere dadurch, dass bei der Abschnürung der Ursegmente von den Seitenplatten segmental angeordnete Zellenschläuche oder Zellstränge gebildet werden (Nephrotome), welche an ihrem einen Ende mit der Leibeshöhle zusammenhängen und mit ihrem anderen Ende sich mit dem seitlich gelegenen Urnierengang in Verbindung setzen und zu den Urnierencanälchen werden. (Entwicklung von Malpighi'schen Körperchen, von secundären und tertiären Urnierencanälchen, Aufknäuelung derselben.)

14) Bei den höheren Wirbelthieren ist die Entwicklung der Urniere eine gewissermaassen verkürzte, insofern die bei der Abschnürung der Ursegmente entstehenden, getrennten Zellenstränge ganz dicht zusammen liegen und eine scheinbar ungesonderte Zellenmasse, die Mittelplatte oder das Urnierenblastem bilden, aus welchem sich die Urnierencanälchen späterhin, wenn sie deutlich unterscheidbar werden, gleichsam herausdifferenzirt zu haben scheinen.

15) Bei einem Theil der amnionlosen Wirbelthiere (einigen Selachiern, Amphibien) bleibt die Urniere mit der Leibeshöhle durch zahlreiche Flimmertrichter (Nephrostome) in offener Verbindung, während bei allen Amnioten die Urnierencanälchen ihren genetisch begründeten Zusammenhang mit der Leibeshöhle durch Schwund der Flimmertrichter frühzeitig aufgeben.

16) Die bleibende Niere nimmt am spätesten am hintersten Abschnitt des Urnierenganges ihren Ursprung aus zwei getrennten Theilen:

a) aus einer Ausstülpung des Endes des Urnierenganges, welche den Harnleiter, das Nierenbecken und die geraden Harncanälchen (also den Ausführungsapparat) liefert;

b) aus einem Nierenblastem, welches eine Verlängerung des Ur-

nierenblastems nach rückwärts darstellt, mit diesem den gleichen Ursprung hat und sich in die gewundenen Harncanälchen mit den MALPIGHI'schen Körperchen (also in den secretorischen Nierentheil) umwandelt.

17) Die weit nach hinten entstandenen Anlagen der Nieren vergrössern sich rasch und gehen einen Ortswechsel ein, indem sie neben den Urnieren weiter nach vorn rücken, wobei sich auch der Harnleiter vom Urnierengang ganz ablöst und auf die hintere Fläche der Allantois, der späteren Harnblase, wandert.

18) Bei den amnionlosen Wirbelthieren lässt der Urnierengang noch den parallel verlaufenden MÜLLER'schen Gang durch Abspaltung aus sich entstehen.

19) Bei den Amnioten ist die Beziehung des MÜLLER'schen Ganges zum Urnierengang noch unklar, da das vordere Ende des ersteren sich durch eine rinnenförmige Einbuchtung des Epithelüberzuges an der lateralen Fläche der Urniere anlegt, vom übrigen Theile aber noch unentschieden ist, ob er selbständig nach hinten auswächst oder sich vom Urnierengang abschnürt.

20) Die Geschlechtsdrüsen gehen aus zwei Anlagen hervor:

a) aus einem an der medialen Fläche der Urniere gelegenen Keimepithel, einer modificirten Partie des Epithels der Leibeshöhle;

b) aus den Geschlechtssträngen, die von dem angrenzenden Theil der Urniere (bei Reptilien und Vögeln aus dem Epithel MALPIGHI-scher Knäuel) dem Keimepithel entgegenwachsen.

21) Vom Keimepithel (mit seinen Ureiern und Ursamenzellen) stammen die specifischen Bestandtheile der Geschlechtsdrüsen, die Eier und die Samenzellen, ab.

22) Im weiblichen Geschlecht entstehen in Folge eines Durchwachsungsprocesses des Keimepithels und des unterliegenden Stroma PFLÜGER'sche Schläuche und Eiballen und aus diesen schliesslich junge, eine einzige Eizelle enthaltende Eifollikel; im männlichen Geschlecht bilden sich in Folge eines entsprechenden Vorgangs Samenampullen (Selachier, einige Amphibien) oder Samencanälchen (Tubuli seminiferi) mit ihren Samenmutterzellen.

23) Die Geschlechtsstränge der Urniere betheiligen sich an der Zusammensetzung der Marksubstanz des Eierstocks als Markstränge; am Hoden setzen sie sich mit den Samenampullen oder den Samencanälchen in Verbindung und liefern die Tubuli recti und das Rete testis, also den Anfangstheil der Ausführwege des Samens.

24) Die Eifollikel setzen sich aus einem central gelegenen Ei, aus einer Hülle von Follikelzellen und aus einer blutgefässführenden Bindegewebskapsel (Theca folliculi) zusammen.

25) Bei den Säugethieren wandeln sich die Follikel dadurch, dass die Follikelzellen an Menge zunehmen und Follikelflüssigkeit zwischen sich ausscheiden, in GRAAF'sche Bläschen um. (Eihügel, Membrana granulosa.)

26) Die GRAAF'schen Bläschen werden nach Entleerung der reifen Eizellen in die Bauchhöhle zu den gelben Körpern dadurch, dass sich aus den zerrissenen Gefässen Blut in die Höhle ergiesst, und dass die zurückgebliebenen Follikelzellen und die Bindegewebskapsel unter Auswanderung weisser Blutzellen wuchern. (Wahre und falsche Corpora lutea.)

27) Die gelben Körper bedingen später durch narbige Schrumpfung die Narben und Schwielen an der Oberfläche älterer Eierstöcke.

28) Die ursprünglich in beiden Geschlechtern gleichartig angelegten Canäle und Drüsen des Urogenitalsystems finden später im männlichen und im weiblichen Geschlecht eine verschiedene Verwendung und eine theilweise Rückbildung.

29) Im männlichen Geschlecht wird der Urnierengang zum Samenleiter, beim Weibe verkümmert er (GARTNER'sche Gänge mancher Säugethiere).

30) Der MÜLLER'sche Gang übernimmt beim Manne keine Function und bleibt nur in unscheinbaren Resten an seinen beiden Enden erhalten (Hydatide des Nebenhodens und Sinus prostaticus oder Uterus masculinus); beim Weibe wird er zum Ausführapparat des Eierstocks, der vordere Abschnitt zum Eileiter, der hintere Abschnitt zur Gebärmutter und Scheide, indem er mit dem gleichnamigen Canal der anderen Seite, soweit er in den Genitalstrang eingeschlossen ist, verschmilzt.

31) Die Urniere bleibt beim Manne in ihrem vorderen Abschnitt, welcher sich durch die Geschlechtsstränge mit den Samencanälchen verbunden hat, als Nebenhoden (Epididymis) bestehen, der Rest verkümmert zur Paradidymis; beim Weibe verkümmern beide Theile zum Epoophoron und zum Paroophoron, welche der Epididymis und Paradidymis des Mannes entsprechen.

32) Die Geschlechtsdrüsen, welche sich ursprünglich in der Lendenregion anlegen, rücken allmählich mit ihren Ausführgängen nach dem Becken herab. (Descensus testiculorum, Descensus ovariorum. Schräger Verlauf der Arteriae und Venae spermaticae.)

33) Beim Ortswechsel der Geschlechtsdrüsen scheint das Leistenband eine Rolle zu spielen, welches von der Urniere unter dem Bauchfell zur Leistengegend hinzieht, durch die Bauchwand durchtritt und in der Haut der die Cloake umgebenden Geschlechtswülste endet. (Gubernaculum Hunteri im männlichen Geschlecht. Rundes Mutterband und Ligamentum ovarii des Weibes.)

34) Der Hoden wird einige Zeit vor der Geburt in den Hodensack, ein Anhangsgebilde der Leibeshöhle, aufgenommen, welches dadurch entsteht, dass das Bauchfell eine Ausstülpung (Processus vaginalis peritonei) durch die Bauchwand hindurch in den Geschlechtswulst bildet, und dass sich hierauf die Ausstülpung durch Verschluss des Leistencanals von der Bauchhöhle ganz abschliesst.

35) Die Schichten des Hodensacks oder die Hüllen des Hodens entsprechen gemäss ihrer Entwicklung den einzelnen Schichten der Leibeswand, wie die nachfolgende vergleichende Uebersicht lehrt:

Hüllen des Hodens.	Bauchwand.
Scrotum mit Tunica dartos.	Bauchhaut.
COOPER'sche Fascie.	Oberflächliche Bauchfascie.
Tunica vaginalis communis mit Cremaster.	Muskelschicht und Fascia transversa abdominis.
Tunica vaginalis propria (parietales und viscerales Blatt).	Bauchfell.

36) Die äusseren Geschlechtstheile entwickeln sich beim Manne und beim Weibe aus einer gleichartigen Anlage in der Umgebung der Cloake.

37) Als Cloake wird eine Grube am hinteren Ende des Embryo bezeichnet, in welche der Enddarm und die Allantois einmünden, nachdem die letztere noch an der hinteren Fläche ihres verjüngten Endabschnittes, des Sinus urogenitalis, dicht neben einander die MÜLLER'schen und die Urnierengänge aufgenommen hat.

38) Die Cloake wird durch vorwachsende Falten, welche sich zum Damm verbinden, in eine vordere und eine hintere Abtheilung zerlegt, von denen die vordere die Verlängerung des Sinus urogenitalis, die hintere Abtheilung die Verlängerung des Darms ist (After).

39) Am vorderen Rand der Cloake oder nach vollzogener Trennung am vorderen Rand des Sinus urogenitalis findet sich in beiden Geschlechtern der Geschlechtshöcker, welcher an seiner unteren Fläche eine von den zwei Geschlechtsfalten begrenzte Rinne trägt; er wird nebst der unter ihm gelegenen Oeffnung (Cloake oder Sinus urogenitalis) von den Geschlechtswülsten umfasst.

40) Im weiblichen Geschlecht bleibt der Geschlechtshöcker klein und wird zur Clitoris, die Geschlechtsfalten werden zu den kleinen Schamlippen, die Geschlechtswülste zu den grossen Schamlippen, der Sinus urogenitalis bleibt kurz und weit und stellt den Vorhof dar, welcher die Scheide (das Ende der Müller'schen Gänge) und die Ausmündung der Allantois oder Harnblase, die weibliche Harnröhre, aufnimmt.

41) Im männlichen Geschlecht wächst der Geschlechtshöcker bedeutend in die Länge zum männlichen Gliede aus; die Geschlechtsfalten an seiner unteren Fläche schliessen sich zu einem engen Canal, welcher als Verlängerung des eng bleibenden Sinus urogenitalis erscheint, mit ihm zusammen als männliche Harnröhre bezeichnet wird und an seinem Anfang die Samenleiter und den Uterus masculinus aufnimmt; die beiden Geschlechtswülste, welche sich durch Aufnahme der Hoden vergrössern, legen sich um die Wurzel des männlichen Gliedes herum und vereinigen sich zur Bildung des Hodensacks.

42) Die folgende Tabelle giebt eine kurze Uebersicht 1) über die vergleichbaren Theile der äusseren und der inneren Geschlechtsorgane des männlichen und des weiblichen Geschlechts, und 2) über ihre Ableitung von der ursprünglich indifferenten Anlage des Urogenitalsystems bei den Säugethieren.

Männliche Geschlechtstheile.	Gemeinschaftliche Ausgangsform.	Weibliche Geschlechtstheile.
Samenampullen und Samencanälchen.	Keimepithel.	Eifollikel, Graaf'sche Bläschen.
	Urniere.	
a) Nebenhoden. Epididymis mit Rete testis u. Tubuli recti.	a) Vorderer Theil mit den Geschlechtssträngen (Geschlechtstheil).	a) Epoophoron mit Marksträngen des Eierstocks.
b) Paradidymis.	b) Hinterer Theil (eigentlicher Urnierentheil).	b) Paroophoron.
Samenleiter mit Samenbläschen.	Urnierengang.	Gartner'sche Canäle einiger Säugethiere.
Niere und Ureter.	Niere und Ureter.	Niere und Ureter.
Hydatide des Nebenhodens. Sinus prostaticus. (Uterus masculinus.)	Müller'scher Gang.	Eileiter und Fimbrien. Gebärmutter und Scheide.
Gubernaculum Hunteri.	Leistenband der Urniere.	Rundes Mutterband u. Ligamentum ovarii.
Männliche Harnröhre (Pars prostatica u. membranacea).	Sinus urogenitalis.	Vorhof der Scheide.
Männliches Glied.	Geschlechtshöcker.	Clitoris.
Pars cavernosa urethrae.	„ falten.	Kleine Schamlippen.
Hodensack.	„ wülste.	Grosse Schamlippen.

Die Entwicklung der Nebenniere.

43) An der Entwicklung der Nebennieren ist der vorderste Abschnitt der Urnieren betheiligt, indem von den Geschlechtssträngen Seitenzweige, Nebennierenstränge, hervorsprossen, sich ablösen und bei den Säugethieren in die eigenthümlichen Zellenstränge der Rindensubstanz übergehen.

44) Die Marksubstanz der Nebenniere der Säugethiere leitet sich von Zellen des sympathischen Grenzstrangs ab.

45) Die Nebenniere übertrifft beim Embryo eine Zeit lang an Grösse die Niere.

Literatur.

1) *Entwicklung der Musculatur.*

Ahlborn. *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XL. 1884.*

Chiarugi. *Sur les myotomes et sur les nerfs de la tête postérieure et de la région proximale du tronc dans les embryons des Amphibies anoures. Arch. ital. de biologie. T. XV.*

Dohrn. *Neue Grundlagen zur Beurtheilung der Metamerie des Kopfes. Mittheil. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. IX. 1890.*

A. Froriep. *Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel und Bonnet. 1892 u. 1894.*

Grenacher. *Musculatur der Cyclostomen und Leptocardier. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XVII.*

Hatschek. *Die Metamerie des Amphioxus u. des Ammocoetes. Verhandl. der anat. Gesellschaft. 1892.*

Oscar Hertwig. *Ueber die Musculatur der Coelenteraten. Sitzungsberichte der Gesellschaft für Medicin und Naturwissenschaft zu Jena. Jahrgang 1879.*

Hoffmann. *Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierkopfes. Anat. Anzeiger. 1894.*

Killian. *Zur Metamerie des Selachierkopfes. Verhandl. der Anatom. Gesellschaft. 1891.*

Kästner. *Ueber die Bildung von animalen Muskelfasern aus dem Urwirbel. Arch. f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1890. Suppl.*

Kollmann. *Die Rumpfsegmente menschlicher Embryonen von 13—35 Urwirbeln. Arch. f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abtheil. 1891.*

A. Milnes Marshall. *On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quarterly Journ. of Microscop. Science 1881.*

Maurer. *Die Elemente der Rumpfmusculatur bei Cyclostomen u. höheren Wirbelthieren. Morphol. Jahrb. Bd. XXI.*

Oppel. *Ueber Vorderkopfsomiten und die Kopfhöhle von Anguis fragilis. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVI.*

Julia B. Platt. *The anterior head cavities of Acanthias. Zool. Anz. Nr. 334.*

Dieselbe. Contribution to the morphology of the vertebrate head. Journ. of Morph Vol. V. 1891, u. Anatom. Anz. Bd. VI.

Carl Rabl. *Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandl. der Anatom. Gesellschaft. 1892.*

Anton Schneider. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere. Berlin 1879.*

Derselbe. Zur frühesten Entwicklung besonders der Muskeln der Elasmobranchier. Zool. Beiträge. Bd. II. Heft 3. 1890.

Sedgwick. *On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions. Quarterly Journal of Microscop. Science. Nr. 5. Vol. XXIV. 1884.*

Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Verhandelingen der Koninklijke Akademie van Wetenschappen. Amsterdam 1883.*

Derselbe. Ueber Somiten und Nerven im Kopfe von Vögel- und Reptilienembryonen. Zool. Anzeiger. Jahrgang IX. Nr. 237.

Derselbe. Ueber die Kopfsegmente und die Phylogenie des Geruchsorgans der Wirbelthiere. Zool. Anz. Jahrg. IX. Nr. 238. 1886.

Zimmermann. *Ueber die Metamerie des Wirbelthierkopfes. Verhandl. d. Anatom. Gesellschaft. 1891.*

2) Entwicklung des Urogenitalsystems.

Balbiani. *Leçons sur la génération des vértébrés. Paris 1879.*

F. M. Balfour. *On the origin and history of the urogenital organs of vertebrates. Journal of Anat. and Physiol. Vol. X. 1876.*

Derselbe. On the structure and development of the vertebrate ovary. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XVIII. 1878.

Derselbe. Ueber die Entwicklung und die Morphologie der Suprarenalkörper (Nebennieren). Biolog. Centralbl. 1881. Nr. 5.

F. M. Balfour *u.* **Adam Sedgwick.** *On the existence of a head-kidney in the embryo chick and on certain points in the development of the Müllerian duct. Quart. Journ. of Microscopical science. Vol. XIX n. s.*

J. Beard. *The origin of the segmental duct in Elasmobranchs. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. II. Nr. 21. 1887.*

van Beneden. *Contribution à la connaissance de l'ovaire des mammifères. Archives de Biologie. Vol. I. 1880.*

Boveri. *Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen u. die Entstehung der Genitalkammern beim Amphioxus. Anatom. Anzeiger 1892.*

Derselbe. Die Nierencanälchen des Amphioxus. Zoologische Jahrbücher. Bd. V. 1892.

Born. *Ueber die Entwicklung des Eierstocks des Pferdes. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. 1874.*

Derselbe. Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates u. des Dammes bei den Säugethieren. Ergebn. d. Anatomie u. Entwicklungsgesch. Bd. III. 1893.

T. Bornhaupt. *Untersuchungen über die Entwicklung des Urogenitalsystems beim Hühnchen. Dissertation. Dorpat. 1867.*

F. Bramann. *Beitrag zur Lehre von dem Descensus testiculorum und dem Gubernaculum Hunteri des Menschen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. Jahrg. 1884.*

Braun. *Bau und Entwicklung der Nebennieren bei Reptilien. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. V. 1879.*

Derselbe. Das Urogenitalsystem der einheimischen Reptilien. Arbeiten aus dem zoolog.-zootom. Institut in Würzburg. Bd. IV. 1877.

G. Brook. *Note on the epiblastic origin of the segmental duct in Teleostean fishes and in birds. Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XIV. 1888.*

A. von Brunn. *Ein Beitrag zur Kenntniss des feineren Baues und der Entwicklung der Nebennieren. Archiv f. mikr. Anat. Vol. VIII. 1872.*

H. Burger. *De ontwikkeling van de Müller'sche Gang bij de eend en de bergeend. Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen IV. 3. p. 185.*

Cadiat. *Mémoire sur l'utérus et les trompes. Journal de l'anat. et de la phys. 1884.*

Derselbe. Du développement du canal de l'urèthre et des organes génitaux de l'embryon. Journal de l'anat. et de la phys. 1884.

S. P. Clarke. *The early development of the Wolffian body in Amblystoma punctatum. Studies Biol. Laborat. John's Hopk. Univ. Vol. II.*

Dansky *und* **Kostenitsch.** *Ueber die Entwicklung der Keimblätter und des Wolff'schen Ganges im Hühnerei. Mémoires de l'Acad. des sciences de St. Pétersbourg. Sér. VII. T. XXVII. 1880.*

Dohrn. *Ueber die Gartner'schen Canäle beim Weibe. Arch. f. Gynäkologie. Bd. XXI. 1883.*

C. Emery. *Recherches embryologiques sur le rein des mammifères. Archives italiennes de biologie. T. IV. 1883.*

Egly. *Beiträge zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsorgane. Zur Entwicklung des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Dissertation der Universität Basel. 1876.*

Felix. *Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens. Zürich 1891.*

Field. *The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia. Bull. of the Museum of Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXI. 1889.*

W. Flemming. *Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsystems beim Kaninchen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1886.*

Foulis. *The development of the ova. Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XXVII.*

Max Fürbringer. *Zur vergl. Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten. Morph. Jahrbuch. Bd. IV. 1878.*

Gasser. *Beitr. zur Entwicklungsgeschichte der Allantois, der Müller'schen Gänge und des Afters. Habilitationsschrift. 1874.*

Derselbe. Beobachtungen über die Entstehung des Wolff'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen. Arch. f. mikrosk. Anatom. Bd. XIV. 1877.

Gasser. *Embryonalreste am männlichen Genitalapparat. Sitzungsberichte der Marburger naturforsch. Gesellschaft. 1882.*

Derselbe. *Einige Entwicklungszustände der männlichen Sexualorgane beim Menschen. Sitzungsberichte d. Marburger naturforsch. Gesellschaft. 1884.*

Derselbe. *Zur Entwicklung von Alytes obstetricans. Sitzungsber. d. Marb. naturf. Gesellschaft. 1882.*

M. Gottschau. *Structur und embryonale Entwicklung der Nebennieren bei Säugethieren. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1883.*

Haddon. *Suggestion respecting the epiblastic origin of the segmental duct. Scientific Proceedings of the Royal Dublin Society. N. S. Vol. V.*

N. Harz. *Beiträge zur Histologie des Ovariums der Säugethiere. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. XXII.*

Hensen. *Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Meerschweinchens und Kaninchens. Archiv f. Anatomie u. Physiol. 1875.*

C. K. Hoffmann. *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie. Bd. XLIV. 1886.*

Derselbe. *Étude sur le développement de l'appareil uro-génital des oiseaux. Verhandelingen der Koninklijke Academie van Wetenschappen. Amsterdam 1892.*

Derselbe. *Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien. Zeitschrift f. wiss. Zool. Bd. XLVIII. 1889.*

Janosik. *Histologisch-embryologische Untersuchungen über das Urogenitalsystem. Sitzungsbericht d. Kaiserl. Akad. d. Wissenschaft zu Wien. Math.-naturw. Cl. Bd. XCI. 1885.*

Derselbe. *Bemerkungen über die Entwicklung der Nebenniere. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXII. 1883.*

Kaestner. *Ueber die allgemeine Entwicklung der Rumpf- u. Schwanzmusculatur bei Wirbelthieren etc. Arch. f. Anat. u. Phys. A. Abth. 1892.*

Kapff. *Untersuchungen über das Ovarium und dessen Beziehungen zum Peritoneum. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1872.*

Keibel. *Ueber die Harnblase u. die Allantois des Meerschweinchens nebst einer Bemerkung über Entstehung des Nierenganges bei Säugern. Anat. Anzeiger. 1893. S. 545.*

Kocks. *Ueber die Gartner'schen Gänge beim Weibe. Archiv f. Gynäkologie. XX. 1882.*

Kollmann. *Ueber die Verbindung zwischen Coelom u. Nephridium. Festschrift zur Feier des 300jährigen Bestehens der Universität Würzburg, gewidmet von der Universität Basel 1882*

Kupffer. *Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtssystems. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. I u. II. 1865. 1866.*

Laguesse E. *Sur le développement du mesenchyme et du pronéphros chez les Sélaciens. Compt. rendus de la société de biologie. Série IX. T. III. 1891.*

M. Jules Mac Leod. *Contributions à l'étude de la structure de l'ovaire des mammifères. Archives de biologie. Vol. I. 1880.*

Marchand. *Ueber accessorische Nebennieren im Ligamentum latum. Archiv f. pathologische Anatomie Bd. XCII. Berlin 1883.*

Martin. *Ueber die Anlage der Urniere beim Kaninchen. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1888.*

Meyer. *Die Entwicklung der Urniere beim Menschen. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XXXVI. 1890.*

G. von Mihálkovics. *Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparates der Amnioten. Internat. Monatsschrift f. Anatomie u. Histologie. Bd. II. 1885.*

Mitsukuri. *On the development of the suprarenal bodies in Mammalia. Quarterly Journal of Microscop. Science. Vol. XXII. Auch erschienen in Studies from the morphological laboratory in the university of Cambridge. T. II. 1882.*

Derselbe. *The ectoblastic origin of the Wolffian duct in Chelonia. Zoolog. Anzeiger. Jahrg. XI. 1888.*

Mollier. *Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1890.*

Johannes Müller. *Bildungsgeschichte der Genitalien. Düsseldorf 1830.*

Wilhelm Müller. *Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus u. der Cyclostomen. Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Band IX. Neue Folge, Band II. 1875.*

W. Nagel. *Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIV.*

Derselbe. *Ueber die Entwicklung der Urethra u. des Dammes beim Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. 40. 1892.*

Derselbe. *Ueber die Entwicklung des Uterus und der Vagina beim Menschen. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXVII. 1891.*

Neumann. *Die Beziehungen des Flimmerepithels der Bauchhöhle zum Eileiterepithel. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI. 1875.*

J. Perenyi. *Die ectoblastische Anlage des Urogenitalsystems bei Rana esculenta und Lacerta viridis. Zoolog. Anzeiger. Jahrg. X. 1887. Nr. 243.*

Derselbe. *Amnion und Wolff'scher Gang d. Eidechsen. Mathem. u. naturwissenschaftl. Berichte aus Ungarn. Bd. VI. 1887—88. Berlin u. Budapest 1889, u. Zoolog. Anz. Jahrg. XI. 1888.*

E. Pflüger. *Die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen. Leipzig 1863.*

H. Rabl. *Die Entwicklung u. Structur der Nebennieren bei den Vögeln. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVIII. 1891.*

H. Rathke. *Beobachtungen und Betrachtungen über die Entwicklung der Geschlechtswerkzeuge bei den Wirbelthieren. Neue Schriften der Naturforsch. Gesellschaft in Danzig. Bd. I. 1825.*

Renson. *Contributions à l'embryologie des organes d'excrétion des oiseaux et des mammifères. Thèse. Bruxelles 1883. Auszug im Archiv f. mikr. Anat. Bd. XXII. 1883.*

Riede. *Untersuchungen zur Entwicklung der bleibenden Niere. Inaug.-Dissert. München 1887.*

Riedel. *Entwicklung der Säugethierniere. Untersuchungen aus dem anatom. Institut zu Rostock. 1874.*

W. Romiti. *Ueber Bau und die Entwicklung des Eierstockes und des Wolff'schen Ganges. Arch. f. mikrosk. Anat. Vol. X. 1874.*

Roth. *Ueber einige Urnierenreste beim Menschen. Baseler Festschrift zum Würzburger Jubiläum. 1882.*

A. Rosenberg. *Untersuch. über die Entwickl. der Teleostierniere. Dissertation. Dorpat. 1867.*

Rouget. *Évolution comparée des glandes genitales mâle et femelle chez les embryons des mammifères. Compt. rend. T. LXXXVIII. 1879.*

Rückert. *Entstehung des Vornierensystems. Münchener medic. Wochenschrift. Jahrg. 36. 1889.*

Derselbe. *Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgeschichte. 1888.*

Derselbe. *Entwicklung der Excretionsorgane. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Merkel u. Bonnet. 1892.*

Adam Sedgwick. *Development of the kidney in its relations to the Wolffian body in the chick. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XX new series. 1880.*

Derselbe. *On the development of the structure known as the „Glomerulus of the head-kidney" in the chick. Quarterly Journal of Microscopical Science. Volume XX new series. 1880.*

Derselbe. *On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the vertebrata. Studies from the morph. laboratory in the univers. of Cambridge. 1882. Auch in Quarterly Journal 1881. Vol. XXI.*

Richard Semon. *Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen und ihre Differenzirung zum Hoden. Habilitationsschrift. Jena 1887.*

Derselbe. *Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIX. 1891.*

C. Semper. *Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere. Würzburg 1875.*

E. A. Schäfer. *On the structure of the immature ovarian ovum in the common fowl and in the rabbit etc. Proceedings of the Royal Society. 1880. Nr. 202.*

E. Schmiegelow. *Studier over Testis og Epididymis Udviklings-historie. Afhandling for Doctorsgraden. Kjøbenhavn 1881.*

Derselbe. *Studien über die Entwicklung des Hodens und Nebenhodens. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.*

Siemerling. *Beiträge zur Embryologie der Excretionsorgane des Vogels. Inaug.-Diss. Marburg 1882.*

Graf Ferdinand Spee. *Ueber directe Betheiligung des Ektoderms an der Bildung der Urnierenanlage des Meerschweinchens. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1884.*

Spengel. *Das Urogenitalsystem der Amphibien. Arbeiten aus dem zool.-zoot. Institut zu Würzburg. Vol. III. 1876.*

Strahl. *Ueber den Wolff'schen Gang und die Segmentalbläschen bei Lacerta. Sitzungsber. d. Ges. z. Bef. d. ges. Naturw. z. Marburg. 1886.*

van Erp Taalman Kip. *De ontwikkeling der Müller'sche Gang bij Zoogdieren. Proefschrift. Leiden 1893.*

Toldt. *Untersuchungen über das Wachsthum der Nieren des Menschen und der Säugethiere. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. in Wien. 1874.*

Tourneux et Legay. *Mémoire sur le développement de l'utérus et du vagin. Robin et Pouchet. Journal de l'anat. et de la physiol. 1884.*

Derselbe. *Sur les premiers développements du cloaque, du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon de mouton. Journal de l'Anatomie. XXIV. 1888.*

Tourneux. *Sur le développement et l'évolution du tubercule génital chez le fœtus humain dans les deux sexes. Journal de l'anatomie et de la physiologie. XXV. Paris 1889.*
Derselbe. Atlas d'embryologie. Développement des organes génito-urinaires chez l'homme. V. 1. 1894. Lille. (Trav. et mémoir. des facultés de Lille.)
Vialleton. *Développement postembryonnaire du rein de l'Ammocète. Compt. rend. T. 111.*
Waldeyer. *Ueber die sogenannte ungestielte Hydatide der Hoden. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIII. 1877.*
Derselbe. Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie u. Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane. Leipzig 1870.
Weiss. *Excretory tubules in Amphioxus lanceolatus. Quart. Journ. of Microsc. Science. Vol. XXXI. 1890.*
Weldon. *On the head kidney of Bdellostoma with a suggestion as to the origin of the suprarenal bodies. Quarterly Journal of Microsc. Science. Vol. XXIV. 1884.*
Derselbe. Note on the origin of the suprarenal bodies of vertebrates. Proceed. of the royal society. Vol. XXXVII.
Derselbe. On the suprarenal bodies of vertebrata. Quart. Journal of Micr. Science. Vol. XXV. 1885.
Derselbe. Note on the early development of Lacerta muralis. Quarterly Journal of Microsc. Science. 1883.
Wiedersheim. *Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparates bei Krokodilen und Schildkröten. Archiv f. mikroskopische Anatomie. Bd. XXXVI.*
G. Wieger. *Ueber die Entstehung und Entwicklung der Bänder des weiblichen Genitalapparates beim Menschen. Ein Beitrag zur Lehre des Descensus ovariorum. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abtheil. 1885.*
J. W. van Wijhe. *Die Betheiligung des Ektoderms an der Entwicklung des Vornierenganges. Zoologischer Anzeiger. Nr. 236. 1886.*
Derselbe. Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern. Arch. f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIII.

SECHZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des äusseren Keimblattes.

Das äussere Keimblatt führt seit langer Zeit auch den Namen des Hautsinnesblattes. Hiermit sind gleich seine beiden wichtigsten Leistungen gekennzeichnet. Denn einmal liefert es die Oberhaut mit ihren mannigfachen Producten, als Haare, Nägel, Schuppen, Hörner, Federn; ferner Drüsen verschiedener Art: die Talg-, Schweiss- und Milchdrüsen. Zweitens ist es zugleich der Mutterboden, aus welchem sich das Nervensystem und die wichtigsten functionellen Bestandtheile der Sinnesorgane: die Seh-, Hör- und Riechzellen, herleiten.

Ich beginne mit der wichtigsten Leistung des äusseren Keimblattes, der Entwicklung des Nervensystems, gehe dann zur Entwicklung der Sinnesorgane (Auge, Ohr, Geruch) über und bespreche zuletzt die Entwicklung der Oberhaut und ihrer Producte.

1. Die Entwicklung des Nervensystems.

A. Die Entwicklung des Centralnervensystems.

Das Centralnervensystem der Wirbelthiere gehört zu den Organen, welche sich nach Sonderung des Keimes in die vier primären Keimblätter am frühzeitigsten anlegen. Wie schon hervorgehoben wurde, entwickelt es sich (Fig. 56 *A*) aus einem breiten Streifen des äusseren Keimblattes (*mp*), der von dem vorderen nach dem hinteren Ende der Embryonalanlage hinzieht und in der Medianebene unmittelbar oberhalb der Chorda dorsalis (*ch*) liegt. In diesem Bereich wachsen die Zellen des äusseren Keimblattes zu längeren, cylindrischen oder spindelförmigen Gebilden aus, während die in der Umgebung befindlichen Elemente (*ep*) sich abplatten und unter Umständen ganz schüppchenartig werden. Somit ist das äussere Keimblatt in zwei Bezirke gesondert, in das verdünnte Hornblatt (*ep*) und in die dickere, median gelegene Nerven- oder Medullarplatte (*mp*).

Beide Bezirke grenzen sich bald schärfer von einander ab, indem die Nervenplatte sich ein wenig einkrümmt (Fig. 56 *B*) und mit ihren Rändern über die Oberfläche des Keimes erhebt. So entstehen die beiden Medullar- oder Rückenwülste (*mf*), welche die Anfangs breite und wenig tiefe Medullar- oder Rückenfurche zwischen sich fassen.

Die Wülste sind einfach Faltungen des äusseren Keimblattes, an der Stelle entstanden, wo die Nervenplatte in das Hornblatt übergeht. Sie setzen sich daher aus einem äusseren und einem inneren Faltenblatt zusammen, von denen das innere dem Randtheil der Nervenplatte, das äussere dagegen dem angrenzenden Hornblatt angehört.

Bei allen Wirbelthierclassen wandelt sich sehr frühzeitig die Medullarplatte zu einem Nervenrohr um. Der Hergang kann sich in dreifacher Weise vollziehen. Bei den meisten Wirbelthierclassen, zu denen auch die Reptilien, Vögel und Säugethiere gehören, bildet sich das Rohr durch einen typischen Faltungsprocess. Die Medullarwülste erheben sich über die Oberfläche des Keims noch weiter in die Höhe, schlagen sich dabei nach der Medianebene zu um, wachsen einander entgegen, bis sie sich mit ihren Firsten treffen, und beginnen dann längs derselben zu verschmelzen. Das so entstandene Nervenrohr hängt jetzt noch an der Nahtstelle mit dem es überziehenden Hornblatt zusammen, eine Verbindung, die bald verschwindet, indem die dazwischenliegenden Zellen sich lockern und von einander trennen (Fig. 56 *C*). Die Schliessung beginnt bei allen Wirbelthieren an der Stelle, welche etwa dem späteren Mittelhirn entspricht — beim Hühnchen (Fig. 103 hb^2) am zweiten, beim Kaninchen am neunten Tage der Entwicklung — und schreitet von da nach hinten sowohl als nach vorn langsam fort; namentlich hinten erhält sich lange Zeit eine Stelle, wo das Nervenrohr nach aussen geöffnet ist. Auch besteht hier, wie schon früher (S. 130) bei Besprechung der Keimblätter erwähnt wurde, durch den Canalis neurentericus ein Zusammenhang mit dem Darmrohr, welcher erst später durch Verschluss des Urmunds gelöst wird.

Dem zweiten Typus in der Entwicklung des Centralnervensystems begegnet man bei den Cyclostomen und Knochenfischen. · Anstatt zu einem hohlen Rohr wandelt sich bei ihnen die Nervenplatte in einen soliden Zellstrang um. Anstatt dass sich die Wülste über die Oberfläche des Keims erheben, wuchert die Nervenplatte in Form eines Keils nach abwärts. Hierbei kommt die linke und die rechte Hälfte der Platte unmittelbar auf einander zu liegen, so dass man auch nicht die geringste Spur eines Zwischenraums vorfindet; erst nachdem die Abschnürung des Zellstranges vom Hornblatt erfolgt ist, trennen sich die beiden Hälften und lassen eine kleine Höhle, den Centralcanal, zwischen sich hervortreten. Wahrscheinlich hängt diese Modification bei den Knochenfischen und Cyclostomen damit zusammen, dass das dotterreiche Ei von der Dotterhaut, der Membrana vitellina, sehr dicht umschlossen wird, in Folge dessen sich die Medullarwülste nach der Oberfläche nicht erheben können.

Die dritte Modification kommt nur beim Amphioxus lanceolatus vor. Sie ist schon an anderer Stelle (S. 116) kurz beschrieben worden.

Als eine einheitliche Anlage erhält sich das Nervenrohr nur beim Amphioxus lanceolatus, bei allen übrigen Wirbelthieren dagegen sondert es sich in Rückenmark und Gehirn.

a) Die Entwicklung des Rückenmarks.

Der sich zum Rückenmark umbildende Theil des Nervenrohres zeigt auf dem Querschnitt eine ovale Form (Fig. 239). Frühzeitig lässt er eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte erkennen

(Fig. 274). Denn seine beiden Seitenwandungen sind stark verdickt und bestehen aus mehreren Lagen langer, cylindrischer Zellen, während obere und untere Wand dünn sind und als vordere und hintere Commissur (*hc* und *vc*), oder als Deck- und Schlussplatte unterschieden werden können.

Die weitere Entwicklung, von der ich nur das Wichtigste hervorheben will, erfolgt in der Weise, dass die beiden Seitenhälften sich immer mehr verdicken (Fig. 275). Die Zellen fahren fort, sich durch Theilung zu vermehren und sich dabei frühzeitig in zwei verschiedene

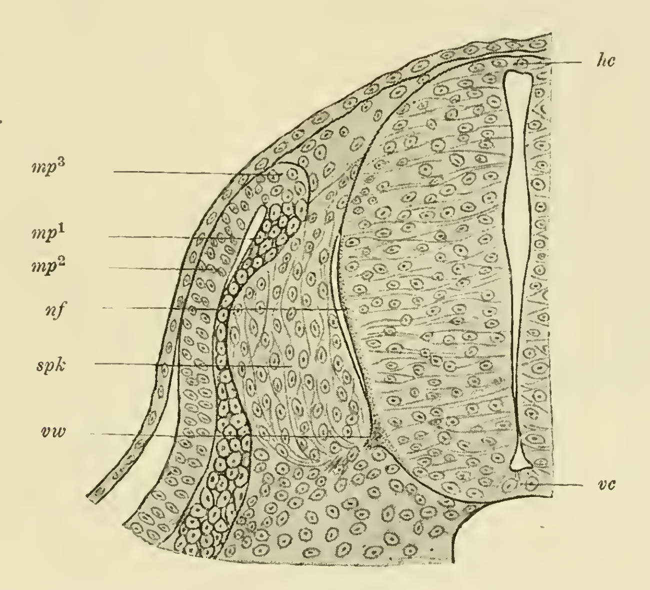


Fig. 274. **Querschnitt von einem Eidechsenembryo mit vollkommen geschlossenem Darmcanal.** Nach Sagemehl.

hc hintere, *vc* vordere Commissur des Rückenmarks. *vw* vordere Nervenwurzel. *nf* Nervenfibrillen. *spk* Spinalknoten. mp^1 Muskelplatte, muskelbildende Schicht. mp^2 äussere Schicht der Muskelplatte. mp^3 Uebergang der äusseren in die muskelbildende Schicht.

histologische Gruppen zu differenziren, 1) in Elemente, welche das Stützgerüst liefern, das den Centralcanal umhüllende Epithel und die Spongiosa (Spongioblasten von His), und 2) in Elemente, welche sich in Ganglienzellen und in Nervenfasern umwandeln (Neuroblasten, His). Ausser der Zellvermehrung beruht die Verdickung der Seitenhälften vornehmlich darauf, dass sich der Zellmasse von aussen Nervenfasern auflagern und sich mit der Zeit in die vorderen, seitlichen und hinteren Rückenmarksstränge sondern (Fig. 275 *pcw*, *lcw*, *acw*). Bei ihrem ersten Auftreten sind die Nervenfasern marklos (Fig. 274 *nf*) und umgeben sich erst theils früher, theils später mit einer Markhülle. Auf diese Weise werden die nun schon beträchtlich verdickten Rückenmarkshälften in die central gelegene, die Ganglienzellen enthaltende, graue Substanz und in die oberflächlich wie ein Mantel ihr aufgelagerte, weisse Substanz gesondert.

Da währenddem die Boden- und Deckplatte nur wenig wächst und sich nicht in Ganglienzellen differenzirt, so kommt sie immer mehr in

die Tiefe, an den Grund einer vorderen und einer hinteren Längsfurche (Fig. 275 *c*, *af*) zu liegen. Schliesslich setzt sich das ausgebildete Rückenmark aus zwei mächtigen Seitenhälften zusammen, die durch eine vordere und eine hintere, tiefe Längsspalte von einander getrennt und nur in der Tiefe durch eine dünne Querbrücke verbunden werden. Letztere ist von der im Wachsthum zurückgebliebenen Deck- und Schlussplatte abzuleiten und umschliesst in ihrer Mitte den ebenfalls klein gebliebenen Centralcanal.

Fig. 275. **Querschnitt durch das Rückenmark eines siebentägigen Hühnerembryo.** Nach Balfour.

pcw hinterer weisser Strang. *lcw* weisser Seitenstrang. *acw* weisser Vorderstrang. *c* dorsales Gewebe, die Stelle ausfüllend, wo die dorsale Fissur entstehen wird. *pc* Hinterhorn der grauen Substanz. *ac* Vorderhorn. *ep* Epithelzellen. *agc* vordere graue Commissur. *pf* hinterer, *spc* vorderer Abschnitt des Rückenmarkscanals. *af* vordere Fissur.

Anfangs nimmt das Rückenmark die ganze Länge des Rumpfes ein, beim Menschen bis zum 4. Monat der embryonalen Entwicklung. Es reicht daher zu der Zeit, wo sich das Achsenskelet in einzelne Wirbelabschnitte gegliedert hat, von dem ersten Hals- bis zum letzten Steisswirbel herab. Das Ende des Rückenmarks beginnt aber keine Ganglienzellen und Nervenfasern zu bilden, sondern bleibt zeitlebens als ein dünnes, epitheliales Rohr erhalten. Es setzt sich von dem grösseren, vorderen Abschnitt, der Nervenfasern und Ganglienzellen entwickelt hat, durch eine konisch verjüngte Stelle ab, die in der descriptiven Anatomie als Conus medullaris beschrieben wird.

Solange das Rückenmark in seinem Wachsthum mit der Wirbelsäule gleichen Schritt hält, treten die aus ihm entspringenden Nervenpaare unter rechtem Winkel direct zu den Zwischenwirbellöchern hin, um den Wirbelcanal zu verlassen. Diese Anordnung ändert sich beim Menschen vom vierten Monat an; von da ab bleibt das Rückenmark in seinem Wachsthum hinter dem Wachsthum der Wirbelsäule zurück und kann daher den Wirbelcanal nicht mehr ganz ausfüllen. Da es nun oben an der Medulla oblongata befestigt ist, und da diese mit dem Hirn in der Schädelkapsel festgehalten wird, so muss es in dem Wirbelcanal von unten nach oben emporsteigen. Im sechsten Monat findet sich der Conus medullaris im Anfang des Sacralcanals, bei der Geburt in der Gegend des dritten Lendenwirbels und einige Jahre später am unteren Rande des ersten Lendenwirbels, wo er auch beim Erwachsenen endet.

Bei dem Heraufsteigen (dem Ascensus medullae spinalis) wird das letzte Ende des Rückenmarks, das dünne epitheliale Rohr, welches am Steissbein festgeheftet ist, in einen langen, dünnen Faden ausgezogen,

der auch noch beim Erwachsenen als Filum terminale internum und externum bestehen bleibt. Der Faden zeigt am Anfang eine kleine Höhlung, die von flimmernden Cylinderzellen umgeben wird und eine Fortsetzung vom Centralcanal des Rückenmarks ist. Weiter nach abwärts setzt er sich dann in Form eines Bindegewebsstranges bis zum Steissbein fort.

Eine zweite Folge des Emporsteigens des Rückenmarkes ist eine Aenderung in der Verlaufsweise der Anfänge der peripheren Nervenstämme. Da ihre Ursprünge zugleich mit dem Rückenmark im Wirbelcanal immer mehr kopfwärts zu liegen kommen, die Stellen aber, wo sie durch die Zwischenwirbellöcher austreten, sich nicht verändern, so müssen sie aus der queren in eine immer schrägere Verlaufsrichtung übergehen, um so mehr, je weiter unten sie den Wirbelcanal verlassen. In der Halsgegend ist ihr Verlauf noch ein querer, in der Brustgegend beginnt er mehr und mehr schräg zu werden und wird endlich in der Lendengegend und noch mehr in der Kreuzbeingegend ein steil nach abwärts gerichteter. Hierdurch kommen die vom letzten Theil des Rückenmarks ausgehenden Nervenstämme eine grosse Strecke weit in den Wirbelcanal zu liegen, ehe sie zu den zum Durchtritt dienenden Kreuzbeinlöchern gelangen; sie umfassen dabei den Conus medullaris und das Filum terminale und stellen die als Pferdeschweif oder Cauda equina bekannte Bildung dar.

Endlich erfährt das Rückenmark auch noch in seiner Form einige Veränderungen. Bereits im dritten und vierten Monat treten Unterschiede im Dickenwachsthum zwischen einzelnen Strecken hervor. Die Stellen, an denen die peripheren Nerven zur vorderen und hinteren Extremität abgehen und welche dem Hals- und Lendenmark angehören, wachsen stärker, indem reichlicher Ganglienzellen abgelagert werden; sie werden nicht unerheblich dicker als die angrenzenden Abschnitte, von denen sie als Hals- und Lendenanschwellung (Intumescentia cervicalis und lumbalis) unterschieden werden.

b) Die Entwicklung des Gehirns.

Durch das Studium der Entwicklungsgeschichte ist die Gehirnanatomie in hohem Grade gefördert worden. Mit Fug und Recht dient daher in allen neueren Lehrbüchern der menschlichen Anatomie der embryonale Zustand als Ausgangspunkt bei der Beschreibung des verwickelten Hirnbaues. Man sucht die complicirten, fertigen von den einfacheren, embryonalen Verhältnissen abzuleiten und aus ihnen zu erklären.

Wie für das Rückenmark ist auch für das Gehirn die Ausgangsform ein einfaches Rohr. Dasselbe erfährt jedoch schon frühzeitig, noch ehe es überall geschlossen ist, durch grösseres Wachsthum einzelner Strecken und geringeres Wachsthum anderer eine Gliederung. Durch zwei Einschnürungen an seinen Seitenwandungen zerfällt es in die drei primären Hirnblasen (Fig. 97 hb^1, hb^2, hb^3), die durch weite Oeffnungen mit einander in Verbindung bleiben und als Vorder-, Mittel- und Hinterhirn bezeichnet werden. Von diesen ist die hinterste Abtheilung die längste, indem sie sich allmählich verjüngt und in das Rückenmarksrohr übergeht.

Von manchen Forschern, wie z. B. von Kupffer in seinen soeben veröffentlichten Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes

der Kranioten, wird die Eintheilung des embryonalen Gehirns in 3 resp. 5 Bläschen zu ändern gesucht. So lange aber in diesen Fragen eine allgemeine Uebereinstimmung nicht erzielt ist, wird ein Lehrbuch im Interesse des Unterrichts an der älteren, so allgemein eingebürgerten Darstellung festzuhalten haben. Im Uebrigen ist schon jetzt nicht zu verkennen, dass Dank den entwicklungsgeschichtlichen und vergleichend anatomischen Arbeiten von His, Kupffer, Burckhardt u. A. Einzelnes wesentliche Veränderungen und Zusätze erfahren wird.

Fig. 276. **Kopf eines 58 Stunden hindurch bebrüteten Hühnchens in der Rückenlage bei durchfallendem Licht.** 40-fach vergr. Nach Mihalkovics.

x vordere Wand des primären Vorderhirnbläschens, welche sich später zum Grosshirn ausstülpt. *pvh* primäres Vorderhirnbläschen. *au* Augenblase. *mh* Mittelhirnbläschen. *kh* Kleinhirnbläschen. *nh* Nachhirnbläschen. *h* Herz. *vo* Vena omphalo-mesenterica. *rm* Rückenmark. *us* Ursegment.

An das erste Stadium schliesst sich bald ein zweites und ein drittes an, indem die drei primären Hirnbläschen in vier und schliesslich in fünf Abtheilungen zerfallen.

Auf dem zweiten Stadium (Fig. 276) beginnen die Seitenwandungen des primären Vorderhirns (*pvh*) stärker nach aussen zu wachsen und sich zu den beiden Augenblasen (*au*) auszustülpen. Gleichzeitig erhält das Hinterhirn, das von Anfang an die längste Abtheilung war, an seinen Seitenwandungen eine Einschnürung und theilt sich hierdurch in das Kleinhirn- (*kh*) und Nachhirnbläschen (*nh*) ab.

Der vierfachen Gliederung des Nervenrohrs folgt alsbald die fünffache auf dem Fusse nach (Fig. 277); durch sie erfährt das Vorderhirnbläschen grundlegende Umbildungen. Einmal beginnen sich die primären Augenblasen (*au*) von ihrem Mutterboden bis auf dünne, hohle Verbindungsstiele abzuschnüren. Die Stiele bleiben,

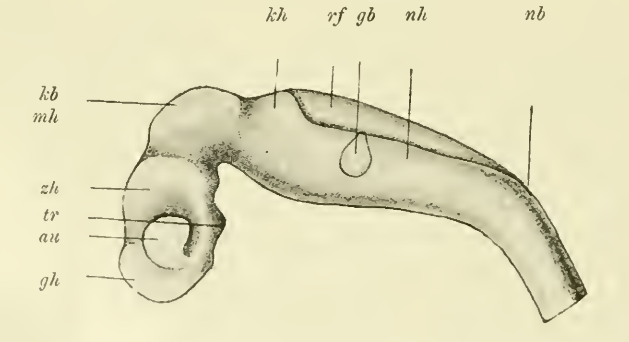


Fig. 277. **Gehirn eines menschlichen Embryo der dritten Woche** (*Lg*). Profilconstruction nach His.

gh Grosshirnblase. *zh* Zwischenhirnblase. *mh* Mittelhirnblase. *kh* und *nh* Kleinhirn- und Nachhirnbläschen. *au* Augenblase. *gb* Gehörbläschen. *tr* Trichter (Infundibulum). *rf* Rautenfeld. *nb* Nackenbeuge. *kb* Kopfbeuge.

da die Abschnürung hauptsächlich von oben nach unten erfolgt ist, mit der Basis des Vorderhirnbläschens in Zusammenhang. Dann fängt die vordere Wand des Bläschens an, sich nach vorn auszubuchten und durch eine seitliche Furche, die von oben-hinten schräg nach unten-vorn verläuft, abzugrenzen. Auf diese Weise wird das primäre Vorderhirnbläschen nun auch noch nachträglich, wie das Hinterhirnbläschen, in zwei weitere Abtheilungen zerlegt, die wir jetzt als Grosshirn- und Zwischenhirnbläschen (*gh* und *zh*) unterscheiden können. Mit der Basis des letzteren sind die beiden Sehnerven verbunden.

Das Grosshirnbläschen zeichnet sich durch ein sehr rasches Wachsthum aus und beginnt bald alle übrigen Theile des Gehirns an Grösse zu überflügeln. Vorher wird es noch in eine linke und eine rechte Hälfte zerlegt. Es wächst nämlich von dem das Nervenrohr einhüllenden

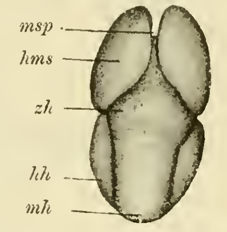


Fig. 278. **Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo vom Scheitel betrachtet.** Nach MIHALKOVICS.

msp Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlussplatte sieht. *hms* linke Hemisphäre. *zh* Zwischenhirn. *mh* Mittelhirn. *hh* Hinter- und Nachhirn.

Bindegewebe ein Fortsatz, die spätere grosse Hirnsichel (Falx cerebri) in der Medianebene von vorn und oben dem Grosshirnbläschen entgegen und stülpt seine obere Wand nach abwärts tief ein. Die beiden so entstandenen, an der Basis verbundenen Hälften (Fig. 278 *hms*), welche eine mehr flache mediane und eine convexe äussere Fläche zeigen, heissen die beiden Hemisphärenbläschen, da sie die Grundlage für die beiden Grosshirnhemisphären abgeben.

Die einzelnen durch Einschnürung und Ausstülpung hervorgerufenen Abschnitte des Hirnrohrs setzen sich in der Folgezeit noch schärfer von einander ab, indem sie ihre Lage verändern.

Anfangs lagern die durch die ersten Einschnürungen entstandenen drei Hirnbläschen in einer geraden Linie hinter einander (Fig. 103) über der Chorda dorsalis, welche aber nur bis zum vorderen Ende des Mittelhirnbläschens reicht, wo sie zugespitzt aufhört. Von dem Augenblick aber, wo sich die Augenblasen abzuschnüren beginnen, verstellen sie sich in der Weise, dass die sie verbindende Längsachse starke, charakteristische Krümmungen erfährt, welche als Kopf-, Brücken- und Nackenbeuge unterschieden werden (Fig. 277 *kb*, *nb*).

Die Ursache für die Entstehung der Krümmungen, die für die Hirnanatomie gleichfalls von

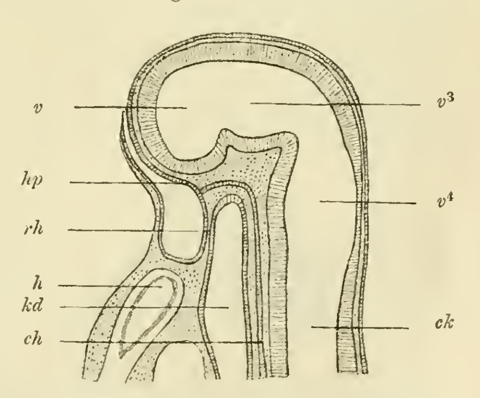


Fig. 279. **Medianschnitt durch den Kopf eines 6 mm langen Kaninchenembryo.** Nach MIHALKOVICS.

rh Rachenhaut. *hp* Stelle, von der aus sich die Hypophyse entwickelt. *h* Herz. *kd* Kopfdarmhöhle. *ch* Chorda. *v* Ventrikel des Grosshirns. v^3 dritter Ventrikel des Zwischenhirns. v^4 vierter Ventrikel des Hinter- und Nachhirns. *ck* Centralcanal des Rückenmarks.

grundlegender Bedeutung sind, ist wohl in erster Linie in einem stärkeren Längenwachsthum zu suchen, durch welches sich das Hirnrohr namentlich in seiner dorsalen Wand vor den umgebenden Theilen auszeichnet. Wie His durch Messungen festgestellt hat, nimmt die Gehirnanlage um mehr als das Doppelte an Länge zu, während das Rückenmark sich nur um den sechsten Theil seiner Länge vergrössert.

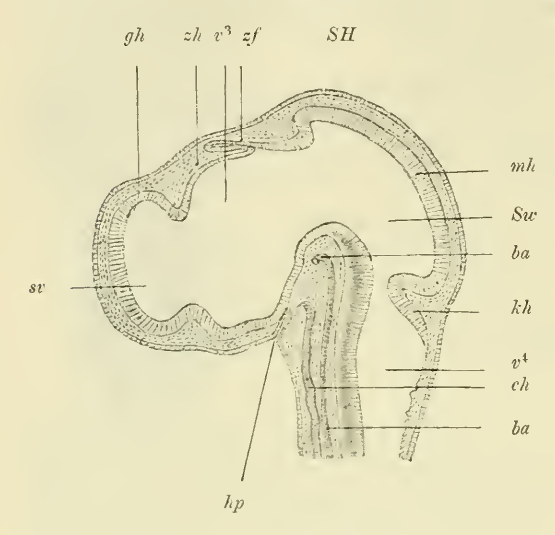


Fig. 280. **Medianer Sagittalschnitt durch den Kopf eines 4½ Tage bebrüteten Hühnchens.** Nach Mihalkovics.

SH Scheitelhöcker. *sv* Seitenventrikel. v^3 dritter Ventrikel. v^4 vierter Ventrikel. *Sw* Sylvische Wasserleitung. *gh* Grosshirnbläschen. *zh* Zwischenhirn. *mh* Mittelhirn. *kh* Kleinhirn. *zf* Zirbelfortsatz. *hp* Hypophysentasche (Rathke'sche Tasche). *ch* Chorda. *ba* Basilararterie.

Die Kopfbeuge (Fig. 277 *kb*) entwickelt sich am frühzeitigsten. Der Vorderhirnboden senkt sich ein wenig nach abwärts, um das vordere Ende der Chorda dorsalis (Fig. 279 *ch*) herum und bildet zuerst einen rechten, später sogar einen spitzen Winkel (Fig. 277 und 280) mit dem dahinter gelegenen Theil der Hirnbasis. In Folge dessen kommt jetzt das Mittelhirnbläschen (Fig. 277 *mh*) am höchsten zu liegen und bildet einen Höcker, der an der Oberfläche des Embryo weit hervorsieht und als Scheitelhöcker bezeichnet wird (Fig. 190 *s*).

Weniger bedeutend ist die Nackenbeuge, welche sich an der Grenze zwischen Nachhirn und Rückenmark einstellt (Fig. 277 *nb*). Sie ruft auch eine nach aussen hervortretende Krümmung, den sogenannten Nackenhöcker, bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere hervor (Fig. 190).

Sehr hochgradig ist wieder die dritte Krümmung, welche von Kölliker als die Brückenbeuge (Fig. 281 *bb*) bezeichnet worden ist, weil sie in der Gegend der späteren Varolsbrücke entsteht. Sie unterscheidet sich auch von den beiden zuerst beschriebenen Krümmungen dadurch, dass ihre Convexi-

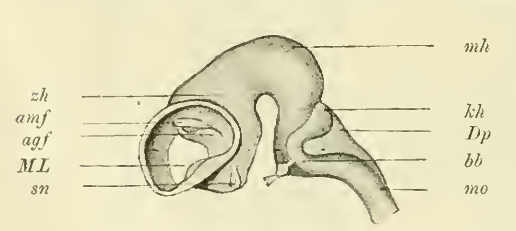


Fig. 281. **Gehirn eines 16 mm langen Kaninchenembryo in der linken Seitenansicht. Die äussere Wand des linken Grosshirnmantels ist entfernt.** Nach Mihalkovics.

sn Sehnerv. *ML* Monro'sches Loch. *agf* Adergeflechtsfalte. *amf* Ammonsfalte. *zh* Zwischenhirn. *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge). *kh* Kleinhirn. *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels. *bb* Brückenbeuge. *mo* Medulla oblongata.

tät nicht nach dem Rücken des Embryo, sondern nach der ventralen Seite zu gerichtet ist. Sie bildet sich zwischen dem Boden des Kleinhirn- und des Nachhirnbläschens aus und stellt einen ventralwärts weit hervorragenden Wulst dar, an welchem sich später die queren Fasern der Varolsbrücke anlegen.

Die Grösse der Krümmungen ist bei den verschiedenen Classen der Wirbelthiere eine sehr verschiedene. So ist die Kopfbeuge bei niederen Wirbelthieren (den Cyclostomen, Fischen, Amphibien) sehr gering ausgesprochen, viel stärker dagegen bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren; namentlich aber sind beim Menschen, welcher das voluminöseste Gehirn besitzt, alle Krümmungen in sehr hohem Grade ausgeprägt.

Die fünf Hirnblasen geben die Grundlage für eine naturgemässe Eintheilung des Gehirns ab; auf sie lassen sich seine verschiedenen Hauptabschnitte zurückführen; denn wie das Studium der weiteren Entwicklung lehrt, geht aus dem Nachhirnbläschen die Medulla oblongata hervor, aus dem Kleinhirnbläschen der Wurm mit den beiden Kleinhirnhemisphären und der Varolsbrücke; aus dem Mittelhirnbläschen entstehen die Hirnschenkel und Vierhügel, aus dem Zwischenhirnbläschen das Zwischenhirn mit dem Trichter, der Zirbel, den Sehhügeln, aus dem Grosshirnbläschen endlich die beiden Grosshirnhemisphären.

Bei dieser Umgestaltung werden die Hohlräume des primären Hirnrohres zu den sogenannten Ventrikeln des Gehirns: aus dem Hohlraume des vierten und fünften Bläschens leitet sich der vierte Ventrikel oder die Rautengrube ab, aus dem Hohlraume des Mittelhirnbläschens der Aquaeductus Sylvii, aus dem des Zwischenhirns der dritte Ventrikel und aus den Hohlräumen der beiden Hemisphären endlich die beiden Seitenventrikel, die auch als erster und zweiter Ventrikel bezeichnet werden.

Eine kurze Skizze wird genügen, um zu zeigen, in welcher Weise sich die wichtigsten Hirntheile aus den fünf blasenförmigen Anlagen entwickeln und wie hierbei histologische und morphologische Sonderungen auf das mannigfaltigste in einander greifen.

In histologischer Hinsicht bestehen ursprünglich die Wände der Bläschen in gleicher Weise, wie das Medullarrohr, überall aus dicht gedrängten, spindelförmigen Zellen. Diese erfahren hier und dort ungleiche Veränderungen. An einigen Stellen behalten sie ihren epithelialen Charakter bei und liefern 1) an der Decke des Zwischen- und Nachhirns den epithelialen Ueberzug der Adergeflechte, 2) das die Ventrikel des Hirns auskleidende Ependym, 3) follikelartige Gebilde, wie die Zirbel (Fig. 289). Am grössten Theil der Wandung der fünf Hirnbläschen vermehren sich die Zellen in ausserordentlichem Maasse und wandeln sich zu kleineren und grösseren Lagern von Ganglienzellen und Nervenfasern um. Die Vertheilung der so entstehenden grauen und weissen Substanz zeigt an den Hirnblasen nicht mehr das gleichförmige Verhalten wie am Rückenmark. Eine Uebereinstimmung gibt sich nur darin kund, dass sich in jedem Hirntheil graue Kerne finden, die, wie die vorderen und die hinteren grauen Rückenmarkssäulen, von einem Mantel weisser Substanz umhüllt werden. Dazu gesellen sich aber an den zwei zur grössten Entfaltung gelangten Gehirntheilen graue, ganglienzellenhaltige Schichten, die einen oberflächlichen Ueberzug, die graue Rinde des Gross- und Kleinhirns, liefern. Hierdurch wird an einzelnen Hirnpartieen die weisse Substanz zum Kern (Nucleus medullaris), die graue zur Hülle, ein Verhältniss, in welchem sich dem Aufbau des Rückenmarks gegenüber ein wichtiger Unterschied ausspricht.

Die morphologische Sonderung des Gehirns beruht auf dem sehr ungleichen Wachsthum sowohl der einzelnen fünf Blasen, als auch verschiedener Strecken ihrer Wandung. Hinter der übermächtigen Entfaltung des Grosshirnbläschens zum Beispiel bleiben die vier übrigen weit zurück und machen im Vergleich zu jenem nur einen kleinen Bruchtheil der gesammten Hirnmasse aus (Fig. 282 u. 284). Sie werden von ihm von oben und von der Seite überwachsen und wie von einem Mantel umhüllt, so dass sie nur an der Hirnbasis unbedeckt und sichtbar bleiben. Sie werden daher als Hirnstamm nebst einem kleinen, an der Basis gelegenen Theil des Grosshirns zusammengefasst und dem übrigen Haupttheil des Grosshirns, welcher dann den Hirnmantel bildet, gegenübergestellt.

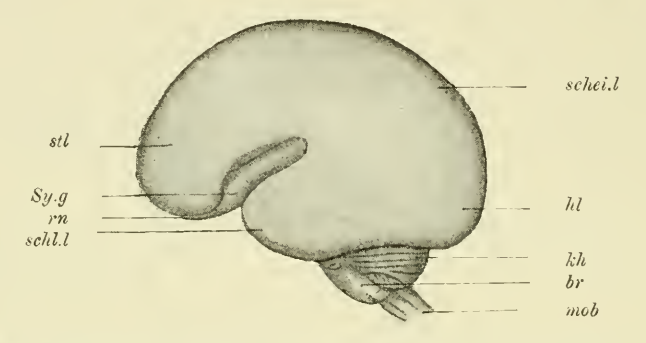


Fig. 282. **Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des fünften Monats.** Natürl. Grösse. Nach Mihalkovics. *stl* Stirnlappen. *schei.l* Scheitellappen. *hl* Hinterhauptslappen. *schl.l* Schläfenlappen. *Sy.g* Sylvische Grube. *rn* Riechnerv. *kh* Kleinhirn. *br* Brücke. *mob* Medulla oblongata.

Das ungleiche Wachsthum der Hirnwandungen äussert sich in dem Auftreten verdickter und verdünnter Stellen, in der Ausbildung besonderer Nervenstränge (Pedunculi cerebri, cerebelli etc.), in der Ausbildung grösserer und kleinerer Lager von Ganglienzellen (Thalamus opticus, Corpus striatum). Hierbei zeigt sich auch das im vierten Capitel ausführlich besprochene Princip der Faltenbildung in eigenartiger Weise durchgeführt, und zwar an den Grosshirn- und Kleinhirnhemisphären mit Einschluss des Wurms, also an den beiden Hirntheilen, die an ihrer Oberfläche mit grauer Rinde überzogen sind. Wie man aus einer grossen Reihe von Erscheinungen schliesst, hängt die Leistungsfähigkeit des Gross- und Kleinhirns mit der Ausdehnung der grauen Rinde und der in ihr regelmässig angeordneten Ganglienzellen zusammen. Hieraus erklärt sich die sehr bedeutende Oberflächenvergrösserung, welche am Gross- und Kleinhirn durch eine etwas verschiedenartige Faltenbildung herbeigeführt wird. Am Grosshirn erheben sich vom Marklager der Hemisphären (Centrum semiovale) breite Leisten (Gyri), welche, in mäandrischen Windungen verlaufend, das charakteristische Relief der Oberfläche erzeugen (Fig. 299). Am Kleinhirn sind die zahlreichen, vom Markkern ausgehenden Leisten schmal, parallel zu einander angeordnet und mit kleineren Nebenleisten zweiter und dritter Ordnung besetzt, so dass ihr Querschnitt baumförmige Figuren ergiebt (Arbor vitae).

Wenn wir nach diesen Vorbemerkungen die Umbildungen der fünf Bläschen in das Auge fassen, so wollen wir an jedem, wie es Mihalkovics in seiner Monographie der Gehirnentwicklung durchgeführt hat, vier Abschnitte als Boden, Decke und Seitentheile unterscheiden und mit dem fünften Bläschen beginnen, da es sich in seinem Bau am meisten an das Rückenmark anschliesst.

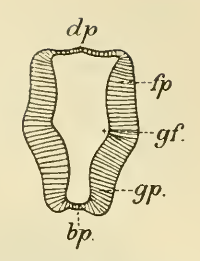


Fig. 283. **Schematischer Querschnitt durch die Anlage des Nervenrohrs zur Unterscheidung einzelner Regionen.** *bp* Bodenplatte. *dp* Deckplatte. *gp* Grundplatte. *fp* Flügelplatte. *gf* Grenzfurche. Eintheilung nach His. Schema nach Froriep.

His unterscheidet an den Seitentheilen der Hirnbläschen und des Rückenmarkrohrs noch 2 Unterabtheilungen, die nach dem Centralcanal zu durch eine längsverlaufende „Grenzfurche" von einander gesondert werden, wie das nebenstehende Schema (Fig. 283) zeigt. Er bezeichnet den dorsalen Theil der Seitenwand als Flügelplatte, den ventralen Theil als Grundplatte. Vorläufig ist aus den schon früher entwickelten Gründen (Seite 405) noch davon Abstand genommen worden, die detaillirtere Eintheilung von His der Beschreibung der einzelnen Hirnabschnitte zu Grunde zu legen, so empfehlenswerth sie auch in theoretischer Hinsicht ist.

1) Umwandlung des fünften Hirnbläschens.

Das fünfte Hirnbläschen zeigt in verschiedenen Wirbelthierclassen am Anfang der Entwicklung (beim Hühnchen am zweiten und dritten Tage) schwache, regelmässige Einfaltungen seiner Seitenwandungen, durch welche es in mehrere kleinere, hinter einander gelegene Abtheilungen geschieden wird. Da diese später, ohne Spuren zu hinterlassen, verschwinden, wurde ihnen von älteren Forschern (Remak) eine grössere Bedeutung nicht beigelegt, wie es in jüngster Zeit von mehreren Seiten geschehen ist. Rabl, Beraneck, Zimmermann u. A. erblicken in ihnen eine Segmentirung des Hirnrohrs, die zum Austritt gewisser Hirnnerven in Beziehung stehe und für die Frage nach der Segmentirung des ge-

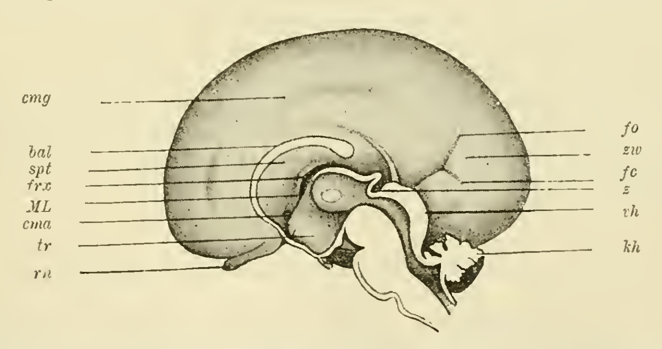


Fig. 284. **Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des fünften Monats in der Medianebene halbirt. Ansicht der rechten Innenhälfte.** Natürl. Grösse. Nach Mihalkovics.

rn Riechnerv. *tr* Trichter des Zwischenhirns. *cma* Commissura anterior. *ML* Monro'sches Loch. *frx* Fornix, Gewölbe. *spt* Septum pellucidum, durchsichtige Scheidewand. *bal* Balken (Corpus callosum), welcher nach abwärts am Balkenknie in die embryonale Schlussplatte übergeht. *cmg* Sulcus calloso-marginalis. *fo* Fissura occipitalis. *zw* Zwickel (Cuneus). *fc* Fissura calcarina. *z* Zirbel. *vh* Vierhügel. *kh* Kleinhirn.

sammten Kopfabschnittes wichtig sei. Der Umstand, dass die Faltungen so vergänglich sind, scheint mir mehr für die ältere Ansicht zu sprechen.

In der weiteren Entwicklung des Nachhirnbläschens treten Boden und Seitenwandungen in einen Gegensatz zur Decke. Die beiden ersteren (Fig. 284 u. 285) verdicken sich beträchtlich durch Anbildung von Nervensubstanz und sondern sich (beim Menschen im dritten bis sechsten Monat) jederseits in äusserlich erkennbare, weil durch Furchen geschiedene

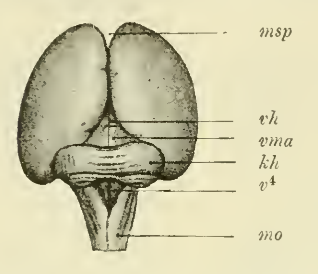


Fig. 285. **Gehirn eines menschlichen Embryo aus der zweiten Hälfte des dritten Monats, von hinten betrachtet.** Natürl. Grösse. Nach Mihalkovics.

msp Mantelspalte. *vh* Vierhügel. *vma* Velum medullare anterius. *kh* Kleinhirnhemisphären. v^4 vierter Ventrikel (Rautengrube). *mo* Medulla oblongata.

Stränge, welche mit gewissen Modificationen die Fortsetzungen der bekannten drei Stränge des Rückenmarks sind. Die Decke des Bläschens (Fig. 277 *rf* u. 286 *Dp*) erzeugt dagegen keine Nervensubstanz, behält ihre epitheliale Structur bei, verdünnt sich noch mehr und stellt beim Erwachsenen eine einfache Lage platter Zellen dar. Diese bildet den einzigen Verschluss des von oben nach unten plattgedrückten Hohlraums des Nachhirnbläschens, des vierten Ventrikels oder der Rautengrube. Sie legt sich an die untere Fläche der weichen Hirnhaut fest an und erzeugt mit ihr das hintere Adergeflecht (Tela choroidea inferior). Der Name Adergeflecht ist gewählt worden, weil die weiche Hirnhaut in dieser Gegend sehr blutgefässreich wird und mit zwei Reihen verästelter Zotten in den Hohlraum des Nachhirnbläschens hineinwuchert, immer die dünne Epitheldecke vor sich hertreibend und einfaltend.

Seitlich geht die Deckplatte oder das Epithel des Adergeflechts in die zu Nervenmassen umgewandelten Theile der Hirnbläschen über. Der Uebergang wird durch dünne Lamellen weisser Nervensubstanz vermittelt, welche den Rand der Rautengrube als Obex, Taenia, hinteres Marksegel und Flockenstiel umsäumen. Wenn man mit der weichen Hirnhaut auch das hintere Adergeflecht von dem verlängerten Mark abzieht, so wird natürlich die daran haftende Epitheldecke des vierten Ventrikels mit entfernt, und es entsteht der hintere Hirnschlitz älterer Autoren, durch welchen man in das Hohlraumsystem von Hirn und Rückenmark eindringen kann.

2) Umwandlung des vierten Hirnbläschens.

Das vierte Hirnbläschen erfährt eine ganz ausserordentliche Verdickung in seinen Seitenwandungen, während Boden und Deckplatte allmählich schwinden, so dass die stark wachsenden seitlichen Nervenmassen dorsal und ventral dicht zusammenrücken und so einen dicken Substanzring bilden, welcher einen kleinen Hohlraum umschliesst, der zum vorderen Theil der Rautengrube wird (Fig. 286, 285, 284). Das Kleinhirn entwickelt sich demnach (Schaper) aus einer bilateral symmetrischen Anlage. Der Boden des Substanzringes liefert die Brücke (*bb*), deren

Querfaserung im vierten Monat deutlich wird. Namentlich aber wuchert die obere Hälfte des Ringes in ganz ausserordentlichem Maasse und verleiht dem Kleinhirn sein eigenartiges Gepräge. Zuerst stellt sie einen dicken, quergelagerten Wulst dar (Fig. 285, 286 *kh*), der nach hinten die verdünnte Decke des verlängerten Marks überragt. Im dritten Monat erhält der mittlere Theil des Wulstes durch Einsenkung der Gefässhaut vier tiefe Querfurchen (Fig. 285) und setzt sich so als Wurm gegen die noch glatt erscheinenden Seitentheile (*kh*) ab. Diese eilen von jetzt ab im Wachsthum dem Mitteltheil voraus, wölben sich als zwei Halbkugeln zu beiden Seiten hervor und werden, indem sie vom vierten Monat an Querfurchen erhalten, zu den voluminösen Kleinhirnhemisphären.

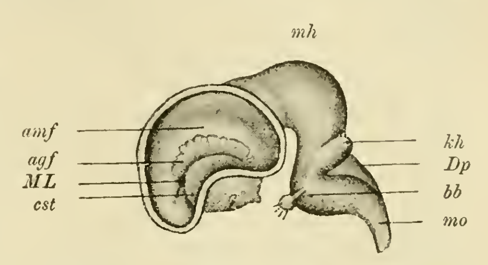


Fig. 286. **Gehirn eines 5 cm langen Rindsembryo in seitlicher Ansicht.** Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrösserung 3/4. Nach Mihalkovics.

cst Streifenhügel. *ML* Monro'sches Loch. *agf* Adergeflechtsfalte (Plexus choroideus lateralis). *amf* Ammonsfalte. *kh* Kleinhirn. *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels. *bb* Brückenbeuge. *mo* Medulla oblongata. *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

Wo Wurm und Hemisphären in die Deckentheile des dritten und fünften Bläschens (Fig. 284) übergehen, wird nur wenig Nervensubstanz angebildet, und so entstehen dünne Markblättchen, welche einerseits zum hinteren Adergeflecht, andererseits zur Vierhügelplatte (*vh*) den Uebergang vermitteln, das hintere und das vordere Marksegel.

3) Umwandlung des dritten oder Mittelhirnbläschens (Fig. 277, 286, 285, 284).

Das Mittelhirnbläschen ist der conservativste Abschnitt des embryonalen Nervenrohrs, der sich am wenigsten verändert; es lässt beim Menschen nur einen kleinen Hirntheil aus sich hervorgehen. Seine Wandungen verdicken sich ziemlich gleichmässig um den Hohlraum, der eng und zur Sylvischen Wasserleitung wird. Der Boden mit der unteren Hälfte der Seitenwandung (Grundplatte von His) liefert die Hirnstiele und die Substantia perforata posterior. Die Deckplatte nebst der oberen Hälfte der Seitenwandungen (Flügelplatte von His) (Fig. 285 *vh*) wird zu den Vierhügeln; im dritten Monat erscheint eine Medianfurche und im fünften eine sie rechtwinklig kreuzende Querfurche.

Während am Beginn der Entwicklung das Mittelhirnbläschen (Fig. 277 u. 286 *mh*) in Folge der Krümmungen des Nervenrohrs die höchste Stelle einnimmt und am Kopf den Scheitelhöcker (Fig. 190 *s*) hervorruft, wird es später von oben her von den anderen voluminöser werdenden Hirntheilen, wie Kleinhirn und Grosshirn, überwachsen und in die Tiefe an die Basis des Gehirns gedrängt. (Vergleiche Fig. 277 *mh* mit Fig. 284 *vh*).

4) Umwandlung des zweiten oder Zwischenhirnbläschens.

Das Zwischenhirnbläschen bleibt gleichfalls klein, geht aber eine Reihe interessanter Veränderungen ein, da, abgesehen von den Augenblasen, die aus seinen Wandungen hervorwachsen, noch zwei Anhänge von räthselhafter Bedeutung, die Zirbeldrüse und die Hypophyse, an ihm zur Entwicklung kommen.

Am Zwischenhirnbläschen wird ebenfalls eine beträchtliche Menge von Nervensubstanz nur an den Seitenwandungen gebildet, die sich dadurch zu den Sehhügeln mit ihren Ganglienlagern verdicken. Zwischen ihnen erhält sich der Hohlraum des Bläschens als enge, senkrechte Spalte, bekannt als dritter Ventrikel; er ist mit der Rautengrube durch die Sylvische Wasserleitung verbunden. Der Bodentheil bleibt dünn und wird frühzeitig nach unten ausgestülpt; er gewinnt so die Form eines kurzen Trichters (Infundibulum) (Fig. 277 u. 284 *tr*), mit dessen Spitze sich die gleich näher zu beschreibende Hypophyse verbindet.

Die Decke zeigt in ihrer Umbildung mit dem entsprechenden Theile des Nachhirnbläschens (Fig. 284) eine auffällige Uebereinstimmung. Sie erhält sich als eine einfache, dünne Epithelschicht, verbindet sich mit der gefässreichen, weichen Hirnhaut, die wieder zottenförmige Wucherungen mit Gefässschlingen in den dritten Ventrikel hineinsendet, und stellt mit ihr zusammen das vordere Adergeflecht (Tela choroidea anterior oder superior) dar. Wenn man beim Abziehen der weichen Hirnhaut auch das Adergeflecht entfernt, wird der dritte Ventrikel eröffnet; es entsteht der vordere grosse Hirnschlitz, durch welchen man, wie durch die gleichnamige Bildung am verlängerten Mark, in die Hohlräume des Gehirns eindringen kann.

Die Uebereinstimmung mit dem verlängerten Mark spricht sich noch in einem weiteren Punkte aus. Wie an diesem sich die Ränder der Deckplatte zu dünnen Markstreifen entwickeln, durch deren Vermittlung der Ansatz an der Seite der Rautengrube erfolgt, so befestigt sich auch hier das Epithel des Adergeflechts auf der Oberfläche der Sehhügel vermittelst dünner, aus markhaltigen Nervenfasern bestehender Streifen (Taeniae thalami optici).

Aus dem hintersten Theil der Deckplatte des Zwischenhirnbläschens nimmt endlich ein eigenthümliches Gebilde, die Zirbeldrüse (Fig. 284 *z*), sehr frühzeitig, beim Menschen im Laufe des zweiten Monats, ihren Ursprung. Da über dieselbe in den letzten Jahren mehrere interessante Arbeiten erschienen sind und sowohl bei den Haien, als auch namentlich bei den Reptilien auffällige Befunde zu Tage gefördert haben, so will ich in der Darstellung etwas weiter ausholen.

Die Entwicklung der Zirbeldrüse.

Zunächst ist hervorzuheben, dass die Zirbeldrüse (Glandula pinealis s. Conarium) bei keinem Wirbelthiere, den Amphioxus lanceolatus ausgenommen, vermisst wird. Ueberall legt sie sich in genau derselben Weise an. An der Decke des Zwischenhirns, und zwar am Uebergang in die Decke des Mittelhirns oder in die Lamina quadrigemina, entsteht eine Ausstülpung (Fig. 280 *zf* und 284 *z*), welche die Form eines Handschuhfingers besitzt, der Processus pinealis oder Zirbelfortsatz,

dessen Spitze anfänglich nach vorn, später nach hinten gerichtet ist. In seinen weiteren Umbildungen zeigen sich, soweit unsere heutigen Kenntnisse reichen, nicht unerhebliche Verschiedenheiten.

Bei den Selachiern erreicht der Zirbelfortsatz nach den Untersuchungen von Ehlers beim erwachsenen Thiere eine ungewöhnliche Länge; er schwillt an seinem blind geschlossenen Ende zu einem Bläschen an, welches bis an die Hautoberfläche hervorragt, indem es die Schädelkapsel durchbohrt. Bei manchen Haien, wie Acanthias und Raja, ist das blasenförmige Ende in einen Canal der Schädelkapsel selbst eingeschlossen, bei andern liegt es ausserhalb, zwischen der Schädelkapsel und der Lederhaut. Das Ende des Bläschens steht mit dem Zwischenhirn durch einen langen, dünnen Canal in Verbindung.

Sehr mannigfachen Verhältnissen begegnet man bei den Reptilien, wie die Untersuchungen von Spencer gelehrt haben; auch bei ihnen ist die Zirbeldrüse ein Gebilde von bedeutender Länge, das mit seinem peripheren Ende weit ab vom Zwischenhirn unter der Epidermis liegt; an der Schädeldecke tritt sie durch eine Oeffnung nach aussen, welche, im Scheitelbein gelegen, als Foramen parietale bezeichnet wird. Die Lage des letzteren lässt sich am Kopf des lebenden Thieres in vielen Fällen leicht bestimmen, weil hier die Hornschuppen eine besondere Beschaffenheit und Form gewinnen und vor allen Dingen durchsichtig sind.

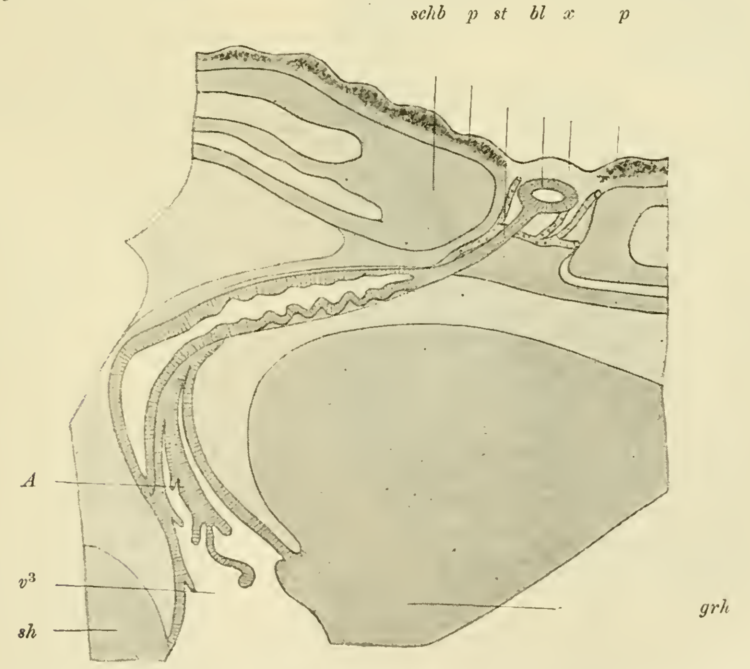


Fig. 287. **Schematischer Längsschnitt durch das Gehirn von Chamaeleo vulgaris mit der Zirbel, die in drei Abschnitte, einen blasenartigen, strangartigen und schlauchartigen, gesondert ist.** Nach Baldwin Spencer.

schb Scheitelbein mit dem Foramen parietale. *p* Pigment der Haut. *st* strangartiger, mittlerer Abschnitt der Zirbel. *bl* blasenartiger Endabschnitt der Zirbel. *x* durchsichtige Stelle der Haut. *grh* Grosshirn. *sh* Sehhügel. v^3 dritter Ventrikel, der sich nach oben in den schlauchartigen Anfangstheil (*A*) der Zirbel fortsetzt.

In der besonderen Gestaltung des Organs sind im Wesentlichen drei Typen zu unterscheiden.

Bei manchen Reptilien, wie bei Platydactylus, ist die Zirbeldrüse wie bei den Haien beschaffen: ein peripheres, kleines Bläschen, das im Foramen parietale eingeschlossen und von flimmernden Cylinderzellen ausgekleidet ist, hängt durch einen langen, hohlen Stiel mit der Decke des Zwischenhirns zusammen.

Bei anderen Reptilien, wie beim Chamäleon, ist das Organ in 3 verschiedene Abschnitte differenzirt (Fig. 287): erstens in ein kleines, geschlossenes Bläschen (*bl*), das unter einer durchsichtigen Schuppe (*x*) im Foramen parietale liegt und vom Flimmerepithel ausgekleidet ist; zweitens in einen soliden Strang (*st*), der aus Fasern und spindligen Zellen besteht und mit dem embryonalen Sehnerv eine gewisse Aehnlichkeit besitzt, und drittens in einen hohlen, trichterförmigen Fortsatz (*A*) der Zwischenhirndecke, welcher noch hie und da buchtige Erweiterungen zeigt.

Bei einer dritten Abtheilung von Reptilien, bei Hatteria, Monitor, bei der Blindschleiche und Eidechse, geht der blasenartige Endtheil der Zirbel eine auffallende Umbildung ein, durch welche er mit dem Auge mancher wirbelloser Thiere eine gewisse Aehnlichkeit erhält. So ist bei Hatteria (Fig. 288) derjenige Abschnitt der Blasenwand, welcher der Körperoberfläche am nächsten liegt, zu einem linsenartigen Körper (*l*), der gegenüber befindliche, in den faserigen Strang (*st*) übergehende Wandtheil dagegen zu einer retinaähnlichen Bildung (*r*) umgestaltet worden. Die Linse (*l*) ist dadurch entstanden, dass sich an der vorderen Wand der Blase die Epithelzellen zu Cylinderzellen und einkernigen Fasern verlängert und dabei einen mit convexer Fläche in die Höhle der Blase vorspringenden Hügel hervorgerufen haben. Am hinteren Abschnitt sind die Epithelzellen in verschiedene Schichten gesondert, von denen sich die innerste durch reich-

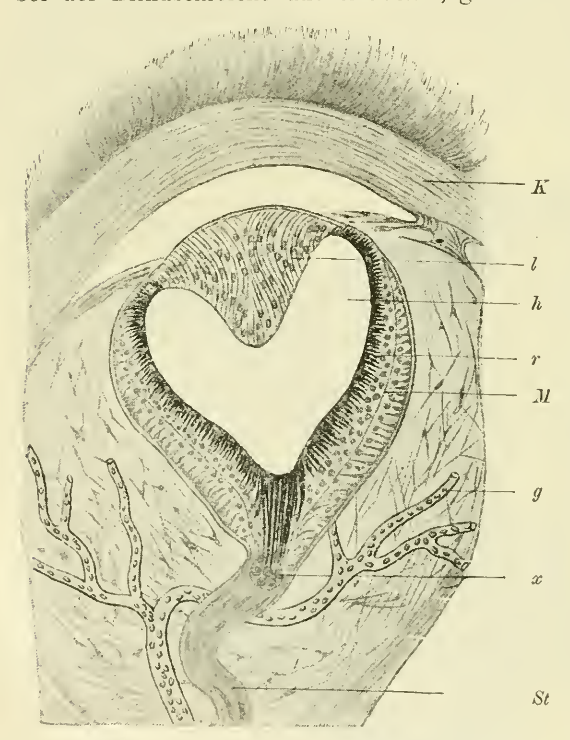


Fig. 288. **Längsschnitt durch die Bindegewebskapsel mit dem Pinealauge von Hatteria punctata.** Schwach vergrössert. Nach Baldwin Spencer. Der vordere Theil der Kapsel füllt das Scheitelloch (Foramen parietale) aus.

K bindegewebige Kapsel. *l* Linse. *h* mit Flüssigkeit gefüllte Höhle des Auges. *r* retinaähnlicher Thei der Augenblase. *M* Molecularschicht der Retina. *g* Blutgefässe. *x* Zellen im Stiel des Pinealauges. *St* dem Sehnerv vergleichbarer Stiel des Pinealauges.

lichen Gehalt an Pigment auszeichnet. Zwischen die pigmentirten Zellen sind andere eingebettet, die sich den Stäbchen der Sehzellen des paarigen Auges bei Wirbelthieren vergleichen lassen und nach abwärts mit Nervenfasern in Zusammenhang zu stehen scheinen.

Viele Forscher, die sich mit der Zirbeldrüse beschäftigt haben, wie Rabl-Rückhardt, Ahlborn, Spencer, Beraneck u. a., sind denn auch der Ansicht, dass wir die Zirbel als ein unpaares Parietalauge bezeichnen müssen, welches sich in manchen Classen, wie z. B. bei den Reptilien, in einem leidlichen Grade erhalten zeigt, bei den meisten Wirbelthieren dagegen in Rückbildung begriffen ist.

Dass wir es bei den Reptilien mit einem Organ zu thun haben, das auf Licht reagirt, erscheint nicht unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, dass an der Stelle des Schädels, wo das Foramen parietale liegt, in Folge der Durchsichtigkeit der Hornschüppchen Lichtstrahlen durch die Haut hindurchzudringen vermögen. Auch spricht hierfür die Anwesenheit des linsenförmigen Körpers und des Pigments. Ob aber das Organ zum Sehen dient, oder nur dazu, Wärmeeindrücke zu vermitteln, ob es also mehr ein Wärmeorgan als ein Auge ist, muss augenblicklich wohl dahingestellt bleiben. Noch mehr aber ist es eine offene Frage, ob das Wärmeorgan eine Bildung ist, die sich als eine besondere Einrichtung nur an dem Zirbelfortsatz der Reptilien, wie zum Beispiel das Hörbläschen am Schwanz von Mysis, einer Crustacee, entwickelt hat, oder ob es eine ursprünglich allen Wirbelthieren gemeinsame Einrichtung darstellt. In diesem Falle müssten weit verbreitete Rückbildungsprocesse angenommen werden. Denn bis jetzt ist in den höheren Wirbelthierclassen etwas Aehnliches, wie bei den Reptilien, nicht aufgefunden worden.

Von der Blindschleiche und Eidechse theilt Beraneck mit, dass aus der Decke des embryonalen Zwischenhirns zwei dicht hinter einander gelegene Ausstülpungen entstehen.

Die vordere von ihnen wird zu dem blasenförmigen Parietalauge, welches vorübergehend durch einen Nerv mit dem Ursprungsort verbunden ist. Die hintere Ausstülpung liefert die Zirbeldrüse. In diesem Fall wären demnach Parietalauge und Zirbeldrüse zwei unabhängig von einander aus dem Zwischenhirn entstandene Gebilde.

Gegen die Deutung, dass die Zirbel der Reptilien ein rückgebildetes Parietalauge sei, hat Leydig Bedenken erhoben.

Bei den Vögeln und Säugethieren geht der Zirbelfortsatz Umwandlungen ein, welche ein Organ von drüsiger, folliculärer Structur entstehen lassen.

Bei den Vögeln (Fig. 289) erreicht er nie eine so bedeutende Länge wie bei den Selachiern und Reptilien; an seiner Oberfläche treibt er in einem bestimmten Stadium in das umgebende, mit Blutgefässen reich versehene Bindegewebe Zellsprossen hinein, die sich weiter durch Sprossung vermehren und schliesslich in zahlreiche, kleine Follikel zerfallen (Fig. 289 *f*). Diese bestehen aus mehreren Lagen von Zellen, zu äusserst aus kleinen, rundlichen, kugeligen Elementen, zu innerst aus cylindrischen, flimmernden Zellen. Der Anfangstheil des Zirbelfortsatzes wird von der folliculären Umbildung nicht mit betroffen und erhält sich als eine trichterförmige Aussackung an der Decke des

Zwischenhirns; mit seinem oberen Ende sind die einzelnen, vom Mutterboden abgeschnürten, folliculären Bläschen durch Bindegewebe verbunden.

Bei Säugethieren findet die Entwicklung in ähnlicher Weise wie beim Hühnchen statt. Beim Kaninchen entstehen auch Follikel, die zuerst eine kleine Höhlung einschliessen, später aber solid werden. Sie sind dann ganz von kugeligen Zellen ausgefüllt, welche eine gewisse Aehnlichkeit mit Lymphkörperchen besitzen. Daher ist von Manchen (Henle) auch die Vermuthung ausgesprochen worden, dass man es in der Zirbel mit einem lymphoiden Organ zu thun habe, eine Vermuthung, die indessen durch das Studium der Entwicklung widerlegt wird; denn die Follikel sind genetisch rein epitheliale Bildungen.

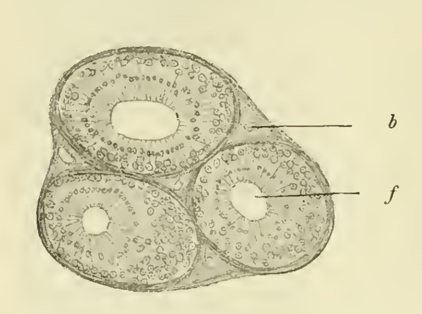


Fig. 289. **Schnitt durch die Zirbel des Truthahns.** 180-fach vergrössert. Nach Mihalkovics.
f Follikel der Zirbel mit ihren Höhlungen. *b* Bindegewebe mit Blutgefässen.

Beim Erwachsenen kommt es im Innern der einzelnen Follikel zur Abscheidung von Concrementen, dem Hirnsand (Acervulus cerebri).

Beim Menschen zeigt die Zirbel, die in der fünften Woche aufzutreten beginnt (His), noch hinsichtlich ihrer Lage eine Eigenthümlichkeit. Während ursprünglich der Zirbelfortsatz mit seinem freien Ende nach vorn gerichtet ist und sich in dieser Stellung auch bei den übrigen Wirbelthieren erhält, gewinnt er beim Menschen eine entgegengesetzte Stellung, indem er sich nach rückwärts auf die Oberfläche der Vierhügelplatte herüberlegt. Wahrscheinlich hängt dies damit zusammen, dass durch die übermächtige Entwicklung des Balkens die Drüse zurückgedrängt wird.

Wie die Bedeutung der Zirbel noch räthselhaft ist, so gilt das Gleiche von dem Hirnanhang oder der Hypophyse, welche, wie schon oben erwähnt wurde, mit dem Boden des Zwischenhirns, und zwar mit der Spitze des Trichterfortsatzes verbunden ist.

Die Entwicklung des Hirnanhangs, der Hypophysis.

Die Hypophyse ist ein Organ, welches einen doppelten Ursprung hat. Dies spricht sich auch in ihrem ganzen Aufbau aus, da sie sich aus einem grösseren, vorderen, und aus einem kleineren, hinteren Lappen zusammensetzt, die beide in ihren histologischen Eigenschaften grundverschieden sind.

Um ihre erste Anlage zu beobachten, ist es nothwendig, auf ein sehr frühes Stadium (Fig. 279) zurückzugehen, in welchem die Mundbucht eben erst entstanden und durch die Rachenhaut (*rh*) von der Kopfdarmhöhle noch getrennt ist. In dieser Zeit ist an den Hirnbläschen bereits die Kopfkrümmung eingetreten, die Chorda dorsalis (*ch*) endet mit ihrer vorderen Spitze unmittelbar an dem Ansatz der Rachenhaut. Vor ihm liegt nun die wichtige Stelle, an welcher sich, wie zuerst Götte und Mihalkovics festgestellt haben, der Hirnanhang entwickelt. Derselbe ist daher ein Product des äusseren Keimblattes

und nicht, wie früher immer angegeben wurde, ein Erzeugniss der Kopfdarmhöhle.

Die ersten einleitenden Schritte zur Bildung der Hypophyse geschehen bald nach dem Durchreissen der Rachenhaut (Fig. 280 u. 290), von welcher noch einige unbedeutende Reste an der Schädelbasis als die sogenannten primitiven Gaumensegel vorübergehend erhalten sind. Nach vorn von diesen entwickelt sich nun (beim Hühnchen am vierten Tage der Bebrütung, beim Menschen in der vierten Woche, His) eine kleine Ausstülpung, die der Basis des Zwischenhirns (*tr*) entgegenwächst, die Rathke'sche Tasche oder die Hypophysentasche (*hy*). Sie vertieft sich darauf, beginnt sich von ihrem Mutterboden abzuschnüren und in ein Säckchen umzugestalten, dessen Wand aus mehreren Lagen von Cylinderzellen zusammengesetzt ist (Fig. 291).

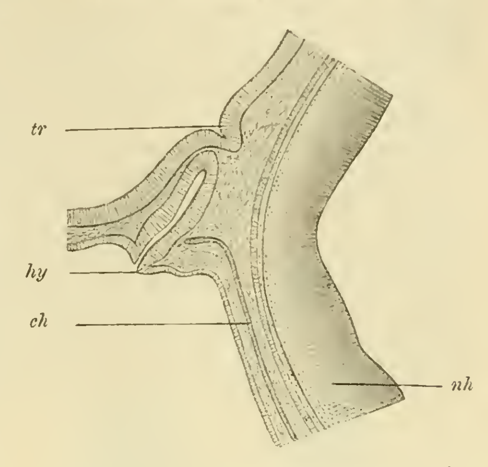


Fig. 290. **Medianer Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 12 mm langen Kaninchenembryos.** 50-fach vergrössert. Nach Mihalkovics.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter. *nh* Boden des Nachhirns. *ch* Chorda. *hy* Hypophysentasche.

Das Hypophysensäckchen (*hy*) bleibt noch längere Zeit mit der Mundhöhle durch einen engen Gang (*hyg*) in Verbindung. Auf späteren Stadien aber wird die Verbindung bei den höheren Wirbelthieren gelöst, indem das embryonale Bindegewebe, welches die Grundlage für die Entwicklung des Kopfskelets hergibt, sich verdickt und das Säckchen von der Mundhöhle weiter abdrängt (Fig. 291 u. 292). Wenn dann in dem Bindegewebe der Verknorpelungsprocess erfolgt, durch welchen die knorpelige Schädelbasis (*schb*) angelegt wird, kommt das Hypophysensäckchen (*hy*) nach oben von ihr an die untere Fläche des Zwischenhirns (*tr*) zu liegen. Damit ist auch der Zeitpunkt gekommen, in welchem der Hypophysengang (*hyg*), der mittlerweile sein Lumen verloren hat, zu schrumpfen und sich zurück-

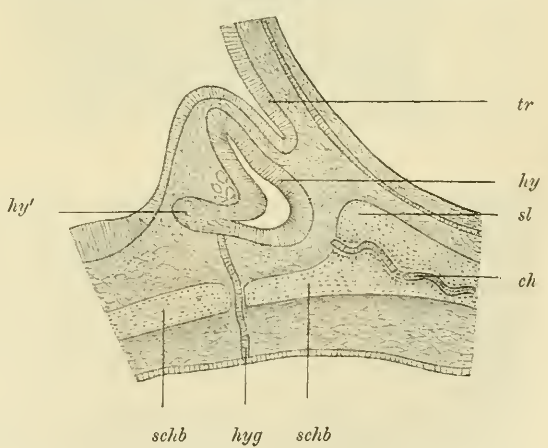


Fig. 291. **Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 20 mm langen Kaninchenembryo.** 55-fach vergrössert. Nach Mihalkovics.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter. *hy* Hypophysis. *hy'* Theil der Hypophysis, an welchem die Bildung der Drüsenschläuche beginnt. *hyg* Hypophysengang. *schb* Schädelbasis. *ch* Chorda. *sl* Sattellehne.

zubilden beginnt (Fig. 292); bei vielen Wirbelthieren indessen, wie bei den Selachiern, erhält er sich zeitlebens und stellt einen hohlen Canal dar, der die knorpelige Schädelbasis durchbohrt und sich mit dem Epithel der Mundschleimhaut verbindet. In ausserordentlich seltenen Fällen findet sich auch beim Menschen ein Canal im Keilbeinkörper erhalten, der von der Sattelgrube zur Schädelbasis führt und eine Verlagerung der Hypophyse aufnimmt (Suchannek).

Dem Hypophysensäckchen ist frühzeitig vom Zwischenhirn (Fig. 290 bis 292) her eine Ausstülpung, der Trichter (*tr*) genannt, entgegengewachsen und hat sich seiner hinteren Wand angelegt und sie nach der vorderen, entgegengesetzten Wand zu eingestülpt.

An dieses erste Stadium schliesst sich dann das zweite an, in welchem sich das Säckchen und das anliegende Trichterende zu den beiden, oben erwähnten Lappen des fertigen Organes umbilden.

Das Säckchen beginnt (beim Menschen in der zweiten Hälfte des zweiten Monats, His) von seiner Oberfläche in das umgebende, sehr blutgefässreiche Bindegewebe hohle Schläuche zu treiben (die Hypophysenschläuche) (Fig. 291, 292 *hy'*). Dieselben lösen sich dann von der Säckchenwandung ab, indem sie ringsum von blutgefässreichem

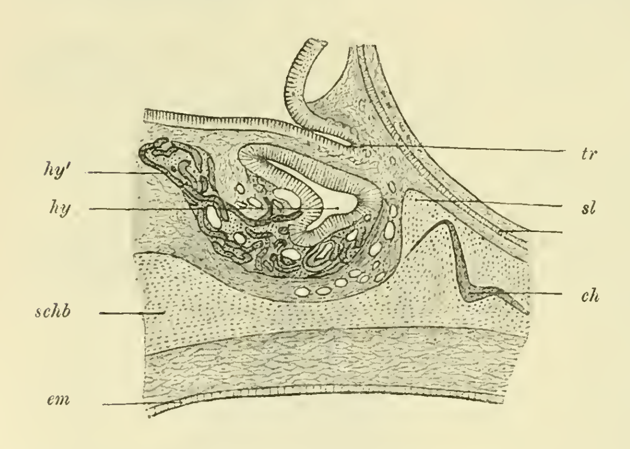


Fig. 292. **Sagittalschnitt durch die Hypophysis eines 30 mm langen Kaninchenembryo.** 40-fach vergrössert. Nach Mihalkovics.

tr Boden des Zwischenhirns mit Trichter. *hy* ursprünglicher, taschenartiger Theil der Hypophysis. *hy'* die aus der Hypophysentasche hervorgesprosstenDrüsenschläuche. *sl* Sattellehne. *ch* Chorda. *schb* knorpelige Schädelbasis. *em* Epithel der Mundhöhle.

Bindegewebe eingeschlossen werden. In dieser Beziehung gleicht der Entwicklungsgang im Grossen und Ganzen dem der Schilddrüse, nur dass hier die Stelle der kugeligen Follikel durch schlauchartige Bildungen ersetzt wird. Nachdem sich das ganze Säckchen in eine grössere Anzahl kleiner, gewundener, mit engem Lumen versehener Schläuche aufgelöst hat, legt sich der so entstandene Lappen dem unteren Ende des Trichters innig an und wird mit demselben durch Bindegewebe verbunden.

Das Trichterende selbst gestaltet sich bei niederen Wirbelthieren zu einem kleinen Hirnlappen um, in welchem sich auch Ganglienzellen und Nervenfasern nachweisen lassen. Bei den höheren Wirbelthieren dagegen ist keine Spur von solchen Gewebstheilen im hinteren Lappen der Hypophyse aufzufinden, vielmehr besteht er hier aus dicht neben einander gelagerten, spindeligen Zellen, wodurch er eine grosse Aehnlichkeit mit einem Spindelzellensarkom gewinnt.

5) Die Entwicklung des ersten oder Grosshirnbläschens.

Die bedeutendsten Veränderungen, deren Verständniss zum Theil mit erheblichen Schwierigkeiten verbunden ist, erfährt das Grosshirnbläschen; es (Fig. 293) zerfällt gleich bei seiner Entstehung, wie schon früher erwähnt wurde, in eine linke und eine rechte Abtheilung dadurch, dass von vorn und von oben her seine Wandung durch einen senkrechten Fortsatz der bindegewebigen Umhüllung des Gehirns, durch die primitive Sichel, nach unten eingestülpt wird. Die beiden Abtheilungen oder die Hemisphärenbläschen (*hms*) stossen mit ihren medialen Flächen dicht an einander, nur getrennt durch die von der Sichel ausgefüllte, schmale Mantelspalte (*msp*); sie platten sich gegenseitig ab, während ihre seitlichen und unteren Flächen convex sind. Plane und convexe Fläche gehen an der scharfen Mantelkante in einander über.

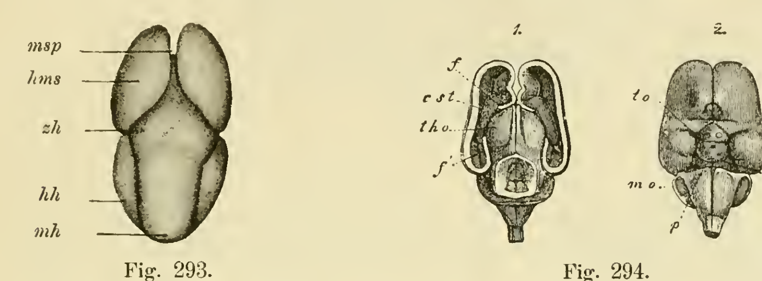


Fig. 293. Fig. 294.

Fig. 293. **Gehirn eines 7 Wochen alten menschlichen Embryo vom Scheitel betrachtet.** Nach Mihalkovics.

msp Mantelspalte, in deren Grund man die embryonale Schlussplatte sieht. *hms* linke Hemisphäre. *zh* Zwischenhirn. *mh* Mittelhirn. *hh* Hinter- und Nachhirn.

Fig. 294. **Gehirn eines dreimonatlichen menschlichen Embryo in natürlicher Grösse.** Nach Kölliker.

1. Von oben mit abgetragenen Hemisphären und geöffnetem Mittelhirn. 2. Dasselbe von unten. *f* vorderer Theil des abgeschnittenen Randbogens des Grosshirns. *f'* hinterer Theil des Randbogens (Ammonshorn). *tho* Sehhügel. *cst* Streifenhügel. *to* Tractus opticus. *cm* Corpora mammillaria. *p* Varolsbrücke.

Die Hemisphärenblasen haben zuerst dünne, von mehreren Lagen spindeliger Zellen gebildete Wandungen (Fig. 294, 1) und schliessen eine jede einen weiten Hohlraum, der sich aus dem Centralcanal des Nervenrohrs herleitet, den Seitenventrikel, ein (Fig. 294). Indem diese von älteren Autoren auch als erster und zweiter Ventrikel gezählt worden sind, erklärt es sich, warum die Hohlräume des Zwischenhirns und des verlängerten Marks als dritter und vierter Ventrikel bezeichnet werden. Die beiden Seitenventrikel stehen beim Menschen in den ersten Monaten durch eine weite Oeffnung, das primitive Monro'sche Loch (Fig. 281 *ML* und 297 *m*), jederseits mit dem dritten Ventrikel in Verbindung.

Vor dem Monro'schen Loch liegt der Theil der Wandung des Grosshirnbläschens, welcher durch die Entstehung der Mantelspalte nach innen eingestülpt worden ist; er vermittelt einerseits die vordere Verbindung der beiden Hemisphärenbläschen, andererseits schliesst er den dritten Ventrikel nach vorn ab und heisst daher die vordere Verschlussplatte (Lamina termi-

nalis). Nach abwärts geht diese in die vordere Wand vom Trichter des Zwischenhirns über.

In der weiteren Entwicklung jedes Hemisphärenbläschens greifen vier Processe in einander: 1) ein ausserordentliches Wachsthum und eine dadurch herbeigeführte, nach allen Richtungen erfolgende Vergrösserung, 2) eine Einfaltung der Blasenwand, so dass äusserlich tiefe Spalten (die Totalfurchen oder Fissuren) und im Innern der Blase Vorsprünge in die Seitenventrikel zu Stande kommen, 3) die Entstehung eines Commissurensystems, durch welches rechte und linke Hemisphäre in engere Verbindung gebracht werden (Balken und Gewölbe), 4) die Bildung von Furchen, welche mehr oder minder weit von aussen in die Grosshirnrinde einschneiden, aber keine entsprechenden Hervorragungen in der Wandung der Ventrikel veranlassen.

Was das embryonale Wachsthum der Hemisphärenbläschen im Allgemeinen anlangt, so macht es sich besonders in einer Vergrösserung nach rückwärts geltend. Im dritten Monat überlagert der hintere Lappen schon vollständig den Sehhügel (Fig. 285), im fünften Monat beginnt er sich über die Vierhügel auszudehnen (Fig. 284), die er im sechsten Monat ganz zudeckt. Von hier schiebt er sich über das Kleinhirn herüber (Fig. 299). Nicht bei allen Säugethieren zeichnet sich das Grosshirn durch ein so ausserordentliches Wachsthum wie beim Menschen aus, vielmehr lehrt die vergleichende Anatomie, dass die oben von den verschiedenen Monaten beschriebenen Entwicklungsstadien des menschlichen Grosshirns sich als dauernde Einrichtungen bei anderen Säugethieren wiederfinden.

Bei einigen reichen die Hemisphären mit ihrem hinteren Rande nur bis zu den Vierhügeln heran; bei anderen decken sie dieselben theilweise oder ganz zu; bei anderen schliesslich sind sie noch mehr oder minder weit über das Kleinhirn herübergewachsen. Im Grossen und Ganzen geht die bei den Säugethieren so verschiedenartige Zunahme des Grosshirns an Umfang mit einer Zunahme der Intelligenz Hand in Hand.

Eine grössere Gliederung erfahren die Hemisphärenblasen durch Einfaltungen ihrer dünnen, einen weiten Hohlraum einschliessenden Wandungen (beim Menschen im Laufe des zweiten und dritten Monats). Dadurch entstehen auf der Aussenfläche tiefe Furchen, welche grössere Bezirke von einander abgrenzen und von His als Totalfurchen oder Fissuren bezeichnet und in ihrer Bedeutung für den Hirnbau richtig gewürdigt worden sind. Den an der Oberfläche sichtbaren Furchen entsprechen mehr oder minder bedeutende Vorsprünge an der Innenfläche der Seitenventrikel, welche dadurch eingeengt und verkleinert werden. Die Totalfurchen der Grosshirnhemisphären sind die Sylvi'sche Grube (Fossa Sylvii), die Bogen- oder Ammonsfurche (Fissura Hippocampi), die Fissura choroidea, die Fissura calcarina und die Fissura parieto-occipitalis. Die durch sie bedingten Vorsprünge heissen der Streifenhügel (Corpus striatum), Gewölbe (Fornix) und Ammonshorn (Pes hippocampi), Tela choroidea, die Vogelklaue (Calcar avis). Ein Vorsprung, welcher beim Embryo der Fissura parieto-occipitalis entspricht, wird beim Erwachsenen durch eine bedeutendere Verdickung der Hirnwandung wieder ausgeglichen, so dass keine bleibende Bildung aus ihm hervorgeht.

Am frühzeitigsten legt sich die Sylvi'sche Grube an (Fig. 295 *Sy.g*). Sie erscheint als ein flacher Eindruck an der convexen äusseren Fläche, etwa in der Mitte der unteren Kante jeder Hemisphäre. Der hierdurch in die Tiefe gerückte Wandtheil verdickt sich bedeutend (Fig. 286 u. 294 *cst* u. 297 *st*) und bildet einen am Boden des Grosshirns jederseits nach innen vorspringenden Hügel (das Corpus striatum), in welchem mehrere Kerne grauer Substanz (der Nucleus caudatus, N. lentiformis und das Claustrum) zur Entwicklung kommen. Da der Hügel an der Basis des Hirns liegt und die unmittelbare Fortsetzung der Sehhügel nach vorn und nach der Seite zu bildet, wird er noch mit zum

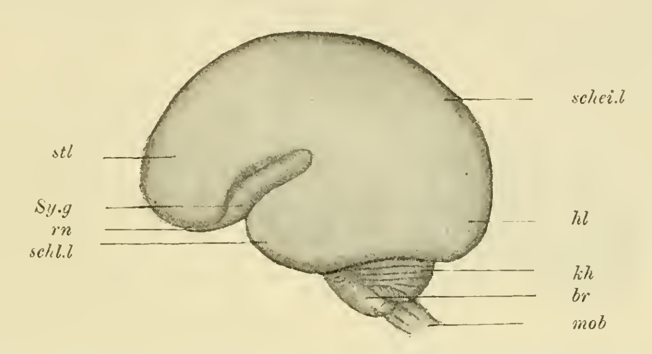


Fig. 295. **Seitliche Ansicht vom Gehirn eines menschlichen Embryo aus der ersten Hälfte des fünften Monats.** Natürl. Grösse. Nach Mihalkovics. *stl* Stirnlappen. *schei.l* Scheitellappen. *hl* Hinterhauptslappen. *schl.l* Schläfenlappen. *Sy.g* Sylvische Grube. *rn* Riechnerv. *kh* Kleinhirn. *br* Brücke. *mob* Medulla oblongata.

Hirnstamm hinzu gerechnet und als Stammtheil der Grosshirnhemisphären dem übrigen als dem Manteltheil entgegen gestellt. Die äussere Oberfläche des Stammtheils, welche eine Zeit lang beim Embryo, so lange die Sylvi'sche Grube noch flach ist, von aussen zu sehen ist (Fig. 295 *Sy.g*), dann aber bei fortschreitender Vertiefung der Grube von deren Rändern ganz umwachsen und verdeckt wird, erhält später mehrere Rindenfurchen und wird zur Reil'schen Insel (Insula Reilii) oder dem Stammlappen.

Um die Insel breitet sich gleichsam, wie um einen festen Punkt, der Manteltheil bei seiner Vergrösserung aus und umgiebt sie in Form eines nach unten geöffneten Halbringes (Fig. 295); er hat deshalb auch den Namen des Ringlappens erhalten. An diesem lassen sich jetzt auch schon recht gut die allerdings noch nicht scharf abgegrenzten Bezirke der vier Hauptlappen unterscheiden, in welche man später die convexe Oberfläche jeder Hemisphäre eintheilt. Das nach vorn gerichtete und über der Sylvi'schen Grube (*Sy.g*) gelegene Ende des Halbrings ist der Stirnlappen (*st.l*) (Lobus frontalis), das entgegengesetzte, die Grube von unten und hinten umfassende Ende ist der Schläfenlappen (*sch.l*), die nach oben gerichtete Uebergangsstelle beider der Scheitellappen (*schei.l*). Ein Höcker, der sich vom Ringlappen aus nach hinten entwickelt, wird zum Hinterhauptslappen (*h.l*).

Der äusseren Form jeder Hemisphäre entsprechend, hat sich auch der Seitenventrikel verändert (Fig. 296). Auch er stellt einen Halbring dar, welcher den Streifenkörper (*c.st*), den durch die Sylvi'sche Grube nach innen gedrängten Wandtheil der Blase, von oben umfasst. Später,

wenn die einzelnen Lappen der Hemisphären schärfer von einander gesondert sind, erfährt auch der Seitenventrikel eine den Lappen entsprechende Gliederung. An seinen beiden Enden weitet er sich ein wenig kolbenartig aus, nach vorn zu dem im Stirnlappen gelegenen Vorderhorn, nach hinten und unten zum Unterhorn, welches zum Schläfenlappen gehört. Vom Halbring entwickelt sich endlich noch nach rückwärts eine kleine Ausstülpung, die in den Hinterhauptslappen eindringt, das Hinterhorn. Die zwischen den Hörnern befindliche Strecke verengt sich und wird zur Cella media.

Die ausser der Sylvi'schen Grube bereits oben aufgezählten Totalfurchen kommen alle an der planen Fläche der Hemisphärenblasen zur Entwicklung. Sehr frühzeitig (beim Menschen in der fünften Woche [His]) entstehen an ihr zwei mit der Mantelkante beinahe parallel verlaufende Furchen, die Ammonsfurche oder Bogenfurche und die Adergeflechtsfurche (Fissura Hippocampi und Fissura choroidea); beide schliessen sich in ihrem Verlauf dem Ringlappen auf das Genaueste an und umfassen gleich ihm von oben her halbmondförmig den Stammtheil des Grosshirns, den Streifenhügel. Sie beginnen am Monro'schen Loch und reichen von da bis zur Spitze des Schläfenlappens. Sie umgrenzen einen Bezirk, der an der medianen Oberfläche der Hemisphäre als ein Wulst hervortritt, als Randbogen bezeichnet wird und bei der Entwicklung des Commissurensystems eine Rolle spielt. Die durch die Fissuren bedingten Einstülpungen der medialen Ventrikelwand, die Ammonsfalte und die seitliche Adergeflechtsfalte erkennt man am besten, wenn man bei einem Embryo die seitliche Hemisphärenwand abträgt und so die mediale Fläche des noch ausserordentlich weiten, ringförmig gestalteten Seitenventrikels überschauen kann (Fig. 296). Man sieht dann die Höhle zum Theil ausgefüllt durch eine röthliche, gekräuselte Falte (*agf*), welche, halbmondförmig gekrümmt, von oben her dem Streifenhügel (*c.st*) aufliegt. Im Bereich der Falte erfährt die Hirnwand ähnliche Veränderungen (Fig. 297 *pl* u. 298 *agf*), wie an der Decke des verlängerten Marks und des Zwischenhirnbläschens. Sie verdünnt sich, anstatt sich zu verdicken und Nervensubstanz zu entwickeln, und geht in eine einfache Lage platter Epithelzellen über, welche sich mit der weichen Hirnhaut fest verbinden. Diese wird dann längs der ganzen Falte sehr blutgefässreich und wuchert mit Zotten in den Seitenventrikel hinein, das Epithel vor sich ausstülpend. So entsteht das seitliche Adergeflecht (Plexus choroideus lateralis) (Fig. 297 *pl*), das später beim Erwachsenen einen Theil der Cella media und des Unterhorns ausfüllt. Am Monro'schen Loche (Fig. 296 *ML*) beginnend, hängt es hier mit dem vorderen, unpaaren Adergeflecht zusammen, welches sich an der Decke des Zwischenhirnbläschens entwickelt hat. Wenn man aus

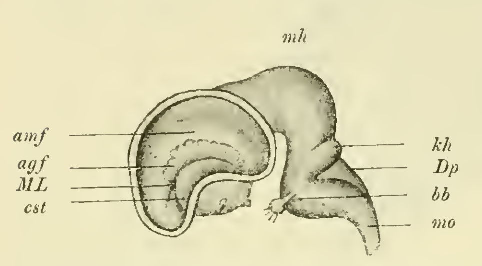


Fig. 296. **Gehirn eines 5 cm langen Rindsembryo in seitlicher Ansicht.** Die seitliche Wand des Hemisphärenmantels ist abgetragen. Vergrösserung 3/1. Nach Mihalkovics.

cst Streifenhügel. *ML* Monro'sches Loch. *agf* Adergeflechtsfalte (Plexus choroideus lateralis). *amf* Ammonsfalte. *kh* Kleinhirn. *Dp* Deckplatte des vierten Ventrikels. *bb* Brückenbeuge. *mo* Medulla oblongata. *mh* Mittelhirn (Scheitelbeuge).

der Adergeflechtsfurche die weiche, blutgefässreiche Hirnhaut herauszieht, zerstört man gleichzeitig die zu einem Epithel verdünnte Hirnwand und erzeugt an der medialen Fläche der Hemisphäre einen klaffenden Spalt, welcher vom Monro'schen Loch bis zur Spitze des Schläfenlappens reicht und in den Seitenventrikel von aussen hineinführt. Es ist die **seitliche Hirn-** oder die **grosse Hemisphärenspalte** (Fissura cerebri transversa).

Parallel zum Adergeflecht und in geringer Entfernung von ihm sieht man bei der oben angegebenen Präparationsweise die Ammonsfalte (Fig. 296 u. 298 *amf* und Fig. 297 *h*). Diese nimmt nach der Spitze des Unterhorns an Grösse zu und liefert beim ausgebildeten Gehirn das **Ammonshorn** (Cornu Ammonis oder Pes hippocampi). Somit wird der im Schläfenlappen eingeschlossene Theil des Seitenventrikels in Folge einer doppelten Einfaltung seiner medialen Wand durch zwei Hervorragungen eingeengt, durch das Adergeflecht und durch das Ammonshorn. Der Epithelüberzug des ersteren geht wieder, wie an dem Zwischenhirn und dem verlängerten Mark, allmählich unter Entwicklung eines dünnen Markblättchens, das in der Anatomie als Fimbria beschrieben wird, in die dickere Nervensubstanz des Ammonshorns über.

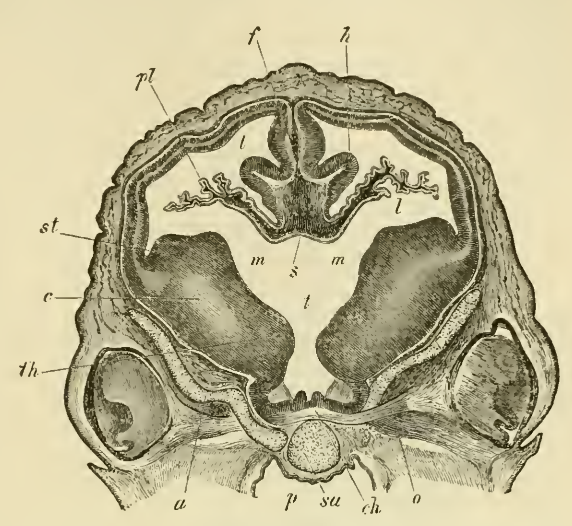


Fig. 297. **Querschnitt durch das Gehirn eines Schafembryo von 2,7 cm Länge.** Nach Kölliker. Der Schnitt geht durch die Gegend des Foramen Monroi.

st Streifenhügel. *m* Monro'sche Oeffnungen. *t* dritter Ventrikel. *pl* Plexus choroideus des Seitenventrikels. *f* Hirnsichel. *th* tiefster vorderer Theil des Sehhügels. *ch* Chiasma. *o* Sehnerv. *c* Hirnstielfaserung. *h* Ammonsfalte. *p* Pharynx. *sa* Präsphenoid. *a* Orbitosphenoid. *s* ein Theil des Hirndaches an der Vereinigungsstelle des Daches des dritten Ventrikels mit der Lamina terminalis. *l* Seitenventrikel.

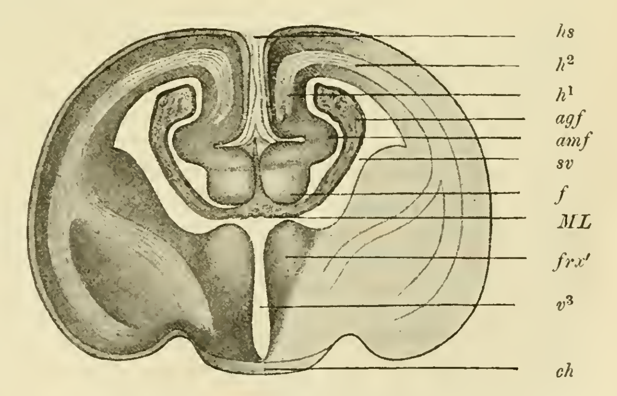


Fig. 298. **Querschnitt durch das Gehirn eines 3,8 cm langen Kaninchenembryo.** Vergr. 9/1. Nach Mihalkovics. Der Schnitt geht durch die Monro'schen Löcher.

hs grosse Hirnsichel, welche die Mantelspalten ausfüllt. h^1, h^2 plane Innenwand, convexe Aussenwand der Grosshirnhemisphäre. *agf* Adergeflechtsfalte. *amf* Ammonsfalte. *f* Gewölbe (Fornix). *sv* Seitenventrikel. *ML* Monro'sches Loch. v^3 dritter Ventrikel. *ch* Chiasma (Sehnervenkreuzung). *frx'* absteigende Wurzel des Gewölbes.

Da sich der Hinterhauptslappen mit seiner Höhle als eine Ausstülpung des Ringlappens anlegt, so wird auch die ihm angehörende Fissura calcarina etwas später entwickelt als die Bogenfurche (Fig. 284 *fc*). Sie erscheint als eine Zweigfurche der letzteren am Ende des dritten Monats und verläuft in horizontaler Richtung bis nahe zur Spitze des Hinterhauptslappens. Sie stülpt seine mediale Wand ein und erzeugt die Vogelklaue (Calcar avis), welche in derselben Weise, wie das Ammonshorn das Unterhorn, so das Hinterhorn einengt. Am Anfang des vierten Monats gesellt sich dann noch zu ihr die Fissura occipitalis (Fig. 284 *fo*). Sie steigt vom vorderen Anfang der Fissura calcarina in verticaler Richtung zur Mantelkante empor und grenzt Hinterhaupts- und Scheitellappen scharf von einander ab.

Ein dritter Factor von grosser Bedeutung in der Entwicklung des Grosshirns ist die Bildung eines Commissurensystems, welches sich zu der ursprünglich nur durch die embryonale Schlussplatte hergestellten Verbindung beider Hemisphärenblasen noch hinzugesellt. Diejenigen Forscher, welche sich mit diesen schwierigen Verhältnissen beschäftigt haben, geben an, dass im dritten embryonalen Monat Verwachsungen zwischen den einander zugekehrten medialen Wänden der Hemisphären erfolgen. Die Verschmelzung beginnt vor dem Monro-schen Loch innerhalb eines dreiseitigen Gebietes. Indem sie hier nur in der Peripherie erfolgt, in der Mitte aber unterbleibt, entstehen drei Hirntheile des Erwachsenen, nach vorn das Balkenknie, nach hinten die Säulen des Gewölbes und zwischen ihnen das Septum pellucidum mit einem spaltförmigen Hohlraum, in dessen Bereich die an einander grenzenden, hier stark verdünnten Hemisphärenwände von einander getrennt geblieben sind. Es darf also der eben erwähnte Hohlraum oder der Ventriculus septi pellucidi mit den übrigen Hohlräumen des Gehirns nicht auf eine Stufe gestellt werden; denn während diese auf den Centralcanal des embryonalen Nervenrohrs zurückzuführen sind, ist jener eine Neubildung, entstanden durch Abkapselung eines Theils des ausserhalb des Gehirns zwischen den beiden Hemisphärenblasen gelegenen Spaltraums, der engen Mantelspalte.

Eine weitere Vergrösserung des Commissurensystems vollzieht sich im fünften und sechsten Monat. Die Verwachsung schreitet jetzt von vorn nach hinten weiter fort und ergreift das Gebiet der Hemisphären-innenwand, welches, zwischen Bogenfurche und seitlicher Adergeflechtsfurche gelegen, schon als Randbogen beschrieben wurde. Durch Verschmelzung des vorderen Abschnittes der beiderseitigen Randbögen, welche bis zur hinteren Grenze des Zwischenhirns erfolgt, entstehen Balkenkörper und Balkenwulst, sowie das unter ihnen gelegene Gewölbe. Die den Balken von oben her begrenzende Furche (Sulcus corporis callosi) ist daher der vordere Abschnitt der Bogenfurche, während der hintere Abschnitt am Schläfenlappen später als Ammonspalte (Fissura hippocampi) bezeichnet wird.

Seiner Vollendung wird der Aufbau des Grosshirns endlich entgegengeführt durch das Auftreten zahlreicher Rindenfurchen. Diese nehmen den schon beschriebenen Totalfurchen gegenüber eine besondere Stellung ein, weil sie, nur auf die Hirnoberfläche beschränkt, auf der Ventrikelfläche keine entsprechenden Hervorragungen veranlassen. Ihre Entwicklung beginnt, sowie die Hirnwand durch Entstehung weisser Marksubstanz vom fünften Monat sich in höherem Maasse verdickt: sie wird dadurch veranlasst, dass die graue Rinde mit ihren Ganglienzellen

sich rascher in die Fläche ausbreitet als die weisse Substanz und sich daher in Falten, die Hirnwindungen oder Gyri, erhebt, in welche nur schmale Fortsätze weisser Substanz eindringen. Anfangs sind denn auch die Furchen ganz seicht und werden in demselben Maasse tiefer, als sich die Hemisphäre verdickt und die Rindenfalten mehr nach aussen hervorspringen.

Von den zahlreichen Furchen, welche das ausgebildete Gehirn darbietet, erscheinen während der Entwicklung einige früher, andere später und gewinnen hierdurch einen verschiedenen Werth für die Architektur der Gehirnoberfläche. Denn „je früher eine Furche auftritt, um so tiefer wird sie, je später, um so seichter erscheint sie" (Pansch). Die ersteren sind daher die bedeutungsvolleren und constanteren und sind passender Weise als Haupt- oder Primärfurchen von den später entwickelten und mehr varirenden, secundären und tertiären Furchen zu unterscheiden. Sie beginnen vom Anfang des sechsten Monats an aufzutreten. Unter ihnen erscheint am frühesten und ist eine der wichtigsten die Centralfurche (Fig. 299 *cf*), da sie Stirn- und Scheitellappen von einander abgrenzt. „Im neunten Monat sind alle Hauptfurchen und Windungen ausgebildet, und da zu dieser Zeit die Nebenfurchen noch fehlen, so gibt ein Gehirn aus dem neunten Monat ein typisches Bild der Furchen und Windungen." (Mihalkovics.)

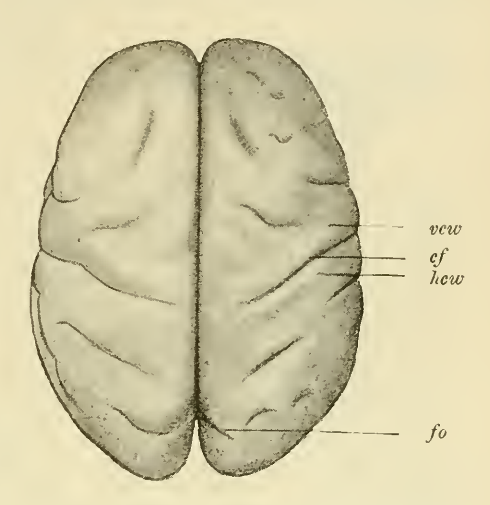


Fig. 299. **Gehirn eines menschlichen Embryo aus dem Anfang des achten Monats.** Vergrösserung 3/4. Nach Mihalkovics.
cf Centralfurche. *vcw*, *hcw* vordere und hintere Centralwindung. *fo* Fissura occipitalis.

In der Ausbildung der Furchen des Grosshirns bestehen sehr grosse Verschiedenheiten zwischen den einzelnen Abtheilungen der Säugethiere. Auf der einen Seite stehen Monotremen, Insectenfresser und viele Nagethiere, deren auch sonst meist weniger entwickeltes Grosshirn eine glatte Oberfläche besitzt und so gleichsam auf einem foetalen Zustand des menschlichen Gehirns dauernd verharrt. Auf der anderen Seite nähern sich die Gehirne der Raubthiere und Primaten im Reichthum ihrer Windungen dem menschlichen Gehirn.

Bei der Entwicklung des Grosshirns ist zum Schluss noch eines Anhangsorgans desselben, des Riechnerven, zu gedenken. Seiner ganzen Entstehung nach unterscheidet sich der Riechnerv ebenso wie der Sehnerv von den peripheren Nerven und muss als ein besonders modificirter Abschnitt der Wand des Grosshirnbläschens aufgefasst werden. Die ältere Bezeichnung Nerv wird daher jetzt öfters auch durch den zutreffenderen Namen Riechlappen (Lobus olfactorius, Rhinencephalon)

ersetzt. Schon sehr frühzeitig (beim Hühnchen am siebenten Tage der Bebrütung, beim Menschen in der fünften Woche [His]) bildet sich am Boden und am Vorderende eines jeden Stirnlappens eine kleine, nach vorn gerichtete Ausstülpung (Fig. 282, 284 *rn*). Sie nimmt allmählich die Form eines Kolbens an, dessen erweiterten, der Siebplatte des Siebbeins aufliegenden Theil man als Bulbus olfactorius, dagegen den Stiel als Tractus olfactorius bezeichnet. Der Kolben schliesst im Innern eine Höhle ein, die mit dem Seitenventrikel in Zusammenhang steht.

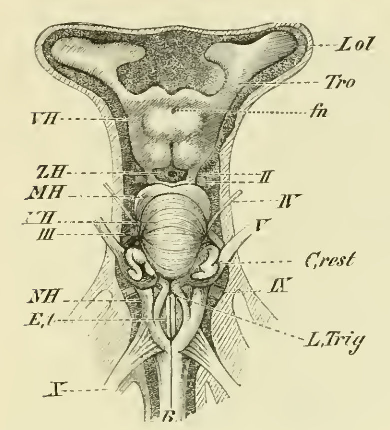


Fig. 300. **Gehirn von Galeus canis in situ, Dorsalansicht.** Nach Rohon.

Lol Lobus olfactorius. *Tro* Tractus nervi olfactorii. *VH* Vorderhirn, bei *fn* mit einem Foramen nutritium (Gefässloch) versehen. *ZH* Zwischenhirn. *MH* Mittelhirn. *HH* Hinterhirn. *NH* Nachhirn. *R* Rückenmark. *II* N. opticus. *III* N. oculomotorius. *IV* N. trochlearis. *V* Trigeminus. *L.Trig* Lobus trigemini. *C,rest* Corpus restiforme. *IX* Glossopharyngeus. *X* Vagus. *E,t* Eminentiae teretes.

In den ersten Monaten der Entwicklung ist der Riechlappen auch beim Menschen relativ gross und mit einer centralen Höhlung versehen. Später beginnt er, wie denn auch der Geruchssinn beim Menschen nur wenig entwickelt ist, gewissermaassen zu verkümmern; er bleibt im Wachsthum stehen, wobei auch seine Höhle verschwindet. Bei den meisten Säugethieren dagegen, deren Geruchssinn ja bekanntlich viel schärfer als beim Menschen ist, erreicht der Riechlappen beim erwachsenen Thier eine bedeutendere Grösse und lässt uns noch viel deutlicher die Charaktere eines Hirntheils erkennen, denn er schliesst dauernd im Bulbus eine Höhle ein, die öfters sogar (Pferd) durch einen engen Canal im Tractus olfactorius mit dem Vorderhorn in Verbindung steht.

Eine ganz ausserordentliche Entfaltung (Fig. 300) gewinnt der Riechlappen (*Lol* + *Tro*) bei den Haien, bei denen er an Grösse das Zwischen- (*ZH*) und Mittelhirn (*MH*) übertrifft. Hier gehen vom vorderen Ende des wenig entwickelten Grosshirns zwei lange, hohle Fortsätze aus (Tractus olfactorius *Tro*) und enden in ziemlicher Entfernung vom Vorderhirn in zwei grossen, zuweilen mit Furchen versehenen, gleichfalls hohlen Lappen (*Lol*).

B) Die Entwicklung des peripheren Nervensystems.

So leicht die Entstehung von Gehirn und Rückenmark zu verfolgen ist, so gross sind die Schwierigkeiten, welche das periphere Nervensystem den auf seinen Ursprung gerichteten Untersuchungen entgegensetzt. Handelt es sich doch um histologische Vorgänge feinster Art, um das erste Auftreten markloser Nervenfibrillen und ihre Endigungsweise in zarten, aus mehr oder minder undifferenzirten Zellen zusammengesetzten Embryonen. Wer nun weiss, wie schwierig es schon ist, bei einem ausgewachsenen Thiere marklose Nervenfibrillen in Epithellagen oder im glatten Muskelgewebe zu verfolgen und über ihre Endigungsweise ins Reine zu kommen, wird es verständlich finden, dass hinsicht-

lich der Entwicklung der peripheren Nerven manche und gerade die interessantesten Fragen nicht spruchreif sind, weil die zu ihrer Beantwortung nothwendigen Beobachtungen noch fehlen. Nur in einem Punkt herrscht Klarheit. Er betrifft die Entwicklung der Spinalknoten, welche zuerst His und Balfour unabhängig von einander, der eine am Hühnchen, der andere bei Selachiern, erkannt haben, und über welche seitdem zahlreiche, auf die verschiedensten Wirbelthiere sich erstreckende Untersuchungen von Hensen, Milnes Marshall, Kölliker, Sagemehl, v. Wijhe, Bedot, Onodi, Beraneck, Rabl, Beard, Kastschenko, Lenhossek u. A. veröffentlicht worden sind.

a) Die Entwicklung der Spinalknoten.

Bei vielen Wirbelthieren (Hühnchen, Mensch etc.) ist die Anlage der Spinalknoten schon zu einer Zeit zu erkennen, wo die Medullarplatte sich eben zu einer Rinne einzufalten begonnen hat. Man kann dann an der Stelle, an welcher die Medullarplatte in das Hornblatt umbiegt, Gruppen von Zellen bemerken, die sich durch ihre mehr rundliche Beschaffenheit auszeichnen und nach den Angaben von Beard von Anfang an segmental angeordnet sind.

Wenn im weiteren Verlauf die Medullarfalten sich in der Medianebene zum Verschluss zusammenlegen, kommen die beiden „Ganglienstreifen“ an die Firsten der Falten zu liegen. Hier verschmelzen sie vorübergehend zu einem einheitlichen Strang (Lenhossek) und lösen sich mit dem Nervenrohr von dem Hornblatt ab.

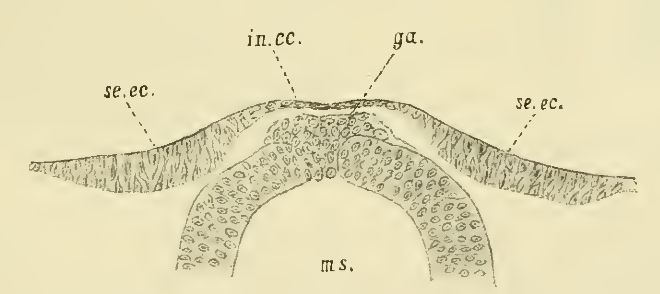
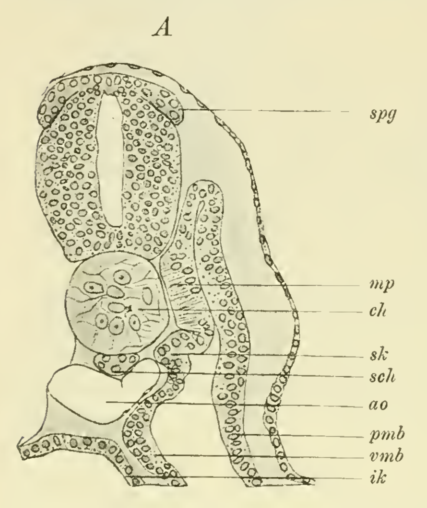


Fig. 301. Durchschnitt durch einen Hühnerembryo nach 29 Stunden Bebrütung, nach Golowine.
Der Schnitt hat die Gegend des dritten Ursegments getroffen. *ga* Ganglienleiste. *ms* Rückenmark. *in.ec* verdünnter Theil, *se.ec* verdickter Theil des äusseren Keimblattes.

In diesem Zustand zeigt uns Figur 301, ein Durchschnitt durch einen 29 Stunden bebrüteten Hühnerembryo, die Ganglienanlage. Sie schiebt sich wie ein Keil in die dorsale Verschlussstelle des Nervenrohrs hinein. „Allein diese Lage ist keine definitive; bald veranlasst ihre lebhafte Vermehrung, unterstützt durch das Bestreben der sie einfassenden Medullarplatten nach gegenseitiger Vereinigung, ein successives Herauswandern ihrer Elemente, wodurch die ursprünglich bilaterale Anordnung wieder zum Vorschein kommt“ (Lenhossek).

Es wächst jetzt nämlich eine dünne, ein bis zwei Lagen dicke Zellenleiste, wie Querschnittsserien lehren, zu beiden Seiten der Verwachsungsnaht aus dem Nervenrohr heraus und schiebt sich zwischen ihm und dem dicht anliegenden Hornblatt nach abwärts (Fig. 302 *A*

und *B*, *spg*, *spg'*). Sie erreicht so die dorsale Kante der zu dieser Zeit gut ausgebildeten Ursegmente (*us*). Während des Herabwachsens sondert sich die Nervenleiste, wie sie Balfour, oder die Ganglienleiste, wie sie Sagemehl nennt, immer deutlicher in einzelne, hinter einander gelegene Abschnitte. Es bleiben nämlich immer die zwischen zwei Ursegmenten gelegenen Strecken im Wachsthum zurück, während die in der Mitte der Segmente gelegenen Theile stärker wuchern, sich verdicken und gleichzeitig noch weiter zwischen Ursegmenten und Nervenrohr ventralwärts vordringen.



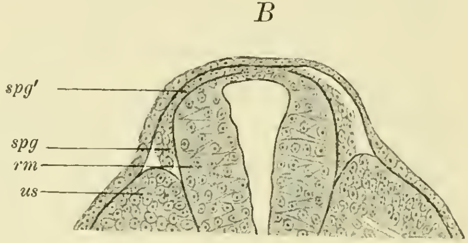


Fig. 302. *A* **Querschnitt durch einen Embryo von Pristiurus**, nach Rabl.

Die Ursegmente hängen noch mit dem übrigen Theil des mittleren Keimblattes zusammen. An der Uebergangsstelle sieht man eine Ausbuchtung *sk*, von welcher aus sich das skeletogene Gewebe entwickelt. *ch* Chorda. *spg* Spinalknoten. *mp* Muskelplatte des Ursegments. *sch* subchordaler Strang. *ao* Aorta. *ik* inneres Keimblatt. *pmb*, *vmb* parietales, viscerales Mittelblatt.

B **Querschnitt durch einen Eidechsenembryo**, nach Sagemehl.

rm Rückenmark. *spg* unterer verdickter Theil der Nervenleiste. *spg'* oberer verdünnter Theil, der mit der Decke des Rückenmarks zusammenhängt. *us* Ursegment.

Sehr lehrreiche Bilder liefern auf diesem Stadium in frontaler Richtung angefertigte Längsschnitte. Einen solchen zeigt Fig. 303, welche der Arbeit von Sagemehl entnommen ist. Da der zum Schneiden verwandte Eidechsenembryo um seine Längsachse stark gekrümmt war, so sind die fünf auf dem Schnitt sichtbaren Segmente in verschiedener Höhe getroffen, und zwar das mittlere tiefer als die zwei vorausgehenden und die zwei folgenden. Im ersteren ist die Ganglienanlage (*spk*) für sich abgesondert und nach vorn und hinten durch Gefässe begrenzt, während in den mehr dorsal getroffenen Segmenten nahe am Ursprung aus dem Nervenrohr die Anlagen noch unter einander in Verbindung stehen. Die Verbindung scheint bei den Selachiern am auffälligsten entwickelt zu sein und sich am längsten zu erhalten und ist von Balfour als Längscommissur bezeichnet worden. Nach aussen von den Ganglien finden sich die Ursegmente (*mp*, *mp'*), die zu dieser Zeit noch einen engen Spaltraum in ihrem Innern erkennen lassen.

Von den Spinalknoten unterscheiden sich die im Bereich des Kopfes gelegenen Ganglien in einigen Einzelheiten ihrer Entwicklung. Der wesentlichste Unterschied besteht darin, dass schon zur Zeit, wo sich die Hirnanlage noch nicht zum Rohr geschlossen hat, die Ganglienanlagen am Umschlagsrand der Medullarfalten in eine stärkere Wuche-

rung eintreten, sich von ihrem Mutterboden abtrennen und zwischen Hirnwand und Hirnblatt nach abwärts zu wachsen beginnen (Fig. 306 *vg*). Wahrscheinlich wird diese frühzeitigere Entwicklung durch die beträchtlichere Grösse einzelner Ganglienanlagen im Bereich des Kopfes bedingt.

Ueber die weiteren Veränderungen, welche an den Anlagen der Spinalganglien eintreten, bestehen verschiedene Ansichten:

Nach His, Sagemehl und Lenhossek sollen sich die einzelnen Ganglienanlagen vom Nervenrohr vollständig ablösen und zu seiner Seite ohne jeglichen Zusammenhang mit ihm eine Zeit lang liegen bleiben. Eine Verbindung soll erst secundär wieder durch Entwicklung der hinteren Nervenwurzeln hergestellt werden in der Weise, dass Nervenfibrillen entweder vom Rückenmark in das Ganglion oder vom Ganglion in das Rückenmark hineinwachsen oder in beiden Richtungen entstehen. Mehr für die erstere Alternative spricht sich Sagemehl, für die letztere His und Lenhossek aus. Andere Forscher lassen die Ganglionanlage, während sie sich verdickt und spindelig wird, mit dem Rückenmark dauernd verbunden sein durch einen dünnen Zellenstrang, der sich zur hinteren Wurzel umbildet. Wenn diese Ansicht richtig ist, dann muss die hintere Nervenwurzel mit der Zeit ihre Befestigung am Rückenmark verändern und von der Nahtstelle weiter zur Seite und nach abwärts rücken.

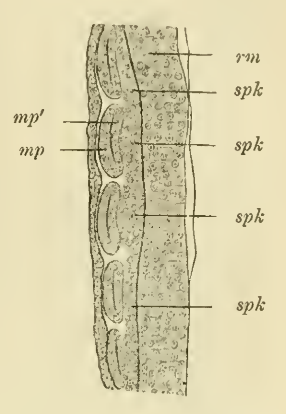


Fig. 303. **Frontalschnitt von einem Eidechsenembryo.**
rm Rückenmark. *spk* Nervenleiste mit Verdickungen, welche sich zu den Spinalknoten gestalten. *mp'* Theil des Ursegments, der die Muskelplatte liefert. *mp* äussere Schicht des Ursegments.

Die Verschiedenheit in diesen Angaben hängt zusammen mit den verschiedenen Auffassungen, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven überhaupt bestehen.

b) Die Entwicklung der peripheren Nerven.

Zwei Hauptgegensätze machen sich in der Literatur geltend, wenn man die verschiedenen Ansichten durchgeht, welche über die Entwicklung der peripheren Nerven aufgestellt worden sind. Die Majorität der Forscher nimmt an, dass das periphere Nervensystem sich aus dem centralen entwickelt, dass die Nerven aus dem Gehirn und Rückenmark hervorwachsen und ununterbrochen bis in die Peripherie wuchern, wo sie erst mit ihren specifischen Endorganen in Verbindung treten. Das Hervorwachsen der Nerven aus dem Rückenmark ist zuerst von Bidder und Kupffer für die vorderen Wurzeln behauptet und für die hinteren vermuthet worden. Ihrer Lehre haben sich in der Folgezeit Kölliker, His, Balfour, Marshall, Sagemehl etc. angeschlossen. Doch gehen ihre Anschauungen in Betreff der Bildungsweise der Nervenfasern aus einander.

Nach His, Kölliker, Sagemehl, Lenhossek etc. sind die hervorsprossenden Nervenfasern nur die Ausläufer der im Centralorgan gelegenen Ganglienzellen, die zu colossaler

Länge auswachsen müssen, damit sie ihren Endapparat erreichen. Zwischen ihnen finden sich zunächst keine Kerne und keine Zellen vor. Diese sollen erst in zweiter Linie von dem umgebenden Bindegewebe geliefert werden. Aus dem Mesenchym treten nach der Darstellung von Kölliker und His zellige Elemente zu den Bündeln von Nervenfäserchen heran, umhüllen sie, dringen dann zuerst spärlich, später immer reichlicher in das Innere der Nervenstämme herein und bilden um die Achsencylinder die Schwann'schen Scheiden.

Auf der anderen Seite vertrat Balfour mit grosser Entschiedenheit die Lehre, dass bei der Entwicklung der Nerven Zellen, die aus dem Rückenmark mit auswandern, betheiligt sind. In seinem Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte bemerkte er hierüber: „Der zellige Bau der embryonalen Nerven ist ein Punkt, in betreff dessen ich geglaubt hätte, annehmen zu können, dass eine Meinungsverschiedenheit unmöglich sei, wenn nicht His und Kölliker im Anschluss an Remak und andere ältere Embryologen die Thatsache gänzlich in Abrede stellten. Ich bin durchaus gewiss, dass Niemand, der die Entwicklung der Nerven der Selachier an gut erhaltenen Exemplaren untersucht, auch nur einen Augenblick hierüber in Zweifel sein kann." Von neueren Untersuchern stellen sich van Wijhe, Dohrn und Beard auf die Seite von Balfour.

Einen völlig entgegengesetzten Standpunkt, der sowohl von Kupffer, His und Kölliker, als auch von Balfour abweicht, hat Hensen in der Frage nach dem Ursprung des peripheren Nervensystems eingenommen, indem er hauptsächlich mit physiologischen Bedenken der Lehre vom Auswachsen der Nervenfasern entgegengetreten ist. Er vermag sich keine Einrichtung zu denken, welche die aus dem Rückenmark hervorsprossenden Nerven an ihr richtiges Ende zu leiten vermöchte, welche es z. B. bewirken sollte, dass stets die vordere Wurzel an Muskeln, die hintere an nicht musculöse Organe gehe, dass keine Verwechslung eintrete zwischen den Nerven der Iris und denen der Augenmuskeln, zwischen den Aesten des Quintus und Acusticus oder Facialis u. s. w." Somit hält Hensen aus theoretischen Gründen die Annahme für nothwendig, dass „die Nerven niemals ihrem Ende zuwachsen, sondern stets mit demselben verbunden sind". Nach seiner Ansicht, die er durch einige Beobachtungen zu unterstützen versucht, hängen die embryonalen Zellen zum grossen Theil durch feine Verbindungsfäden zusammen. Wenn sich eine Zelle theilt, soll sich auch der Verbindungsfaden spalten und auf diese Weise ein „unendliches Netzwerk von Fasern" entstehen. Aus diesem sollen sich die Nervenbahnen entwickeln, während ein Rest verkümmert.

Die von Hensen geäusserten Bedenken verdienen gewiss alle Beachtung. Sie lassen sich bei weiterem Durchdenken des Gegenstandes noch leicht vermehren. Wenn die Nerven einmal zu ihren Endapparaten auswachsen, warum suchen sie nicht direct zu ihrem Ziel zu gelangen, wozu müssen sie oft viele Umwege machen, und wozu gehen sie die complicirten und verschiedenartigen Plexusbildungen ein, woher stammen die Ganglienzellen, die sich auch im peripheren Nervensystem in nicht geringer Zahl in den verschiedensten Organen, besonders auch im Sympathicus, entwickelt finden? Um auf dem schwierigen Gebiete vorwärts zu kommen, wird man auch das **peripherer Nervensystem** wirbelloser Thiere mehr, als es zur Zeit geschehen ist, berücksichtigen und bei der Untersuchung von Embryonen nicht nur Schnittserien, sondern auch andere histologische Methoden (Flächenpräparate geeigneter

Objecte mit Färbung der Nervenfibrillen, Isolirung der Elemente nach vorausgegangener Maceration und Färbung) zu Rathe ziehen müssen.

Trotz zahlreicher in den letzten Jahren erschienener Arbeiten über die Entwicklung des Nervensystems sind die brennenden Hauptfragen noch keineswegs aufgeklärt. Noch immer werden die entgegengesetzten Anschauungen über die Bildungsweise der Nervenfasern oft mit einer die Berechtigung einer anderen Auffassung leugnenden Entschiedenheit vertreten, während einige Forscher ihren Standpunkt gewechselt haben.

Hierzu einige Belege: „Es muss befremdend erscheinen", bemerkt Lenhossek, „wenn noch in allerletzter Zeit (siehe die beiden Arbeiten Beard's) unter vollkommener Ignorirung der neueren Leistungen der Neurohistologie die älteren Anschauungen über kettenartige Verbindungen von längsgeordneten Zellen zur Bildung von Achsencylindern aufgefrischt werden etc."

Kölliker glaubt aus mehreren Thatsachen schliessen zu können, „dass die von Remak, Bidder, Kupffer und ihm selbst schon seit vielen Jahren für die motorischen Fasern vorgetragene und später von ihm und His auch für die sensiblen Elemente nachgewiesene Entstehung der Nervenfasern (also riesig lang verzweigte Ausläufer je einer einzigen Ganglienzelle) die einzig richtige ist."

Diesen entschiedenen Aussprüchen gegenüber verdient gewiss die Stimme Kupffer's (1891) Beachtung: „Keiner meiner Beobachtungen (am Ammocoetes) widerstreitet die Anschauung, alles deutet vielmehr darauf hin, dass die Fibrillen als Ausläufer von Zellen entstehen, aber nicht allein von Zellen der Ganglien und des Centralorgans, sondern auch derjenigen Zellen, die, in Ketten an einander gereiht, die ersten Anlagen peripherer Nerven bilden. Dieses angenommen, erscheint es mir weiter am wahrscheinlichsten, dass das Wachsthum der Fibrillen an den dorsalen Nerven in beiden Richtungen sich vollzieht, centripetal sowohl wie centrifugal. Denn wenn die Anlagen die Ausbildung erreicht haben, dass sie neben den Zellen auch Fibrillen aufweisen, erscheinen die Zellen aus einander gerückt und an beiden Enden, dem centralen wie dem peripheren, in feine Fäden auslaufend etc. Eins glaube ich mit Bestimmtheit aussprechen zu dürfen, dass die Anlagen der dorsalen Nerven sowohl in der frühesten Phase der Zellenketten, wie auch später, wenn bereits Fibrillen erschienen sind, stets den Zusammenhang mit dem Centralorgan bewahren."

Hierzu bemerkt Strasser (1892), dass durch das Gewicht dieser Thatsachen die Anschauung, die ihre hauptsächlichsten Vertreter in Kölliker und His gefunden habe, von Grund aus erschüttert worden sei.

Nachdem ich so den verschiedenartigen Standpunkt charakterisirt habe, welchen augenblicklich noch die Forscher in der Frage nach der Herkunft des peripheren Nervensystems einnehmen, theile ich eine Anzahl von Beobachtungen mit, welche man über die Entwicklung dieser und jener Nerven gewonnen hat. Dieselben betreffen: 1) die Entwicklung der vorderen und hinteren Nervenwurzeln; 2) die Entwicklung einiger grösserer, peripherer Nervenstämme, wie des Nervus lateralis; 3) die Entwicklung der Nerven bei Petromyzon; 4) die Entwicklung der Kopfnerven und ihre Stellung zu den Spinalnerven.

1) Die Entwicklung der Nervenwurzeln.

Von den vorderen und hinteren Nervenwurzeln sind die ersteren am frühzeitigsten nachzuweisen. In ihrer Entwicklung kann man drei Stadien unterscheiden.

Das erste Stadium haben Dohrn und van Wijhe bei Selachierembryonen beobachtet. Zur Zeit, wo das Nervenrohr noch keinen Mantel von Nervensubstanz gebildet hat und ihm das Muskelsegment noch sehr dicht anliegt, entsteht zwischen beiden eine Verbindung in Form eines sehr kurzen protoplasmatischen Stranges. Die Nervenanlage ist also, wie van Wijhe bemerkt, ab origine bei ihrem Muskelcomplex, den sie nicht wieder verlässt. Sie wird bald darauf, indem das Muskelsegment sich weiter vom Nervenrohr entfernt, mehr in die Länge ausgezogen; sie nimmt an Dicke zu und schliesst jetzt zahlreiche Kerne ein, besitzt also ein zelliges Gefüge, einen Zustand, welchen ich als zweites Stadium bezeichnen will.

Ueber die Herkunft der in der Nervenanlage auftretenden Zellen gehen die Meinungen aus einander. Während Kölliker, His, Sagemehl in ihnen eingewanderte, bindegewebige Elemente erblicken, welche nur die Nervenhüllen bilden sollen, lassen Balfour, Marshall, van Wijhe, Dohrn und Beard sie aus dem Rückenmark auswandern und an der Entwicklung der Nerven selbst mit betheiligt sein. Beard leitet auch die motorischen Endplatten von ihnen ab. Zu den vom Rückenmark abstammenden Nervenzellen sollen sich bald noch Bindegewebszellen aus dem umgebenden Mesenchym hinzugesellen und von ihnen für gewöhnlich nicht mehr zu unterscheiden sein.

Auf dem dritten Stadium endlich gewinnt die zellige Anlage der motorischen Wurzel eine fibrilläre Beschaffenheit (Fig. 274 *vw*), und gelingt es jetzt, den Ursprung der Nervenfibrillen im Rückenmark aus Gruppen embryonaler Ganglienzellen oder Neuroblasten zu verfolgen (His).

Auch die Entstehung der Nervenfibrillen ist ein strittiger Gegenstand, wie schon früher hervorgehoben wurde und wie an diesem einzelnen Fall näher erörtert werden soll. Nach der Ansicht der meisten Forscher bilden sich die Nervenfibrillen, die späteren Achsencylinder, als Fortsätze von Ganglienzellen des Rückenmarks und wachsen aus der Oberfläche desselben mit freien Enden hervor, bis sie ihre Endorgane erreichen (Kölliker, His, Sagemehl, Lenhossek). Derartige Angaben werden namentlich für die Entwicklung der motorischen Wurzeln bei den höheren Wirbelthieren gemacht.

Nach der Anschauung von Dohrn, Wijhe und Beard dagegen entstehen die Nervenfibrillen an Ort und Stelle als Differenzirungsproducte aus dem Protoplasma der Zellstränge, durch welche Muskelsegment und Rückenmark schon früher verbunden sind. Sie brauchen das Endorgan nicht erst aufzusuchen, da mit diesem eine protoplasmatische Verbindung schon besteht. Sie nehmen in ähnlicher Weise ihren Ursprung, wie die Muskelfibrillen aus dem Plasma ihrer Muskelzellen.

Auf die Beobachtungen von Dohrn, Beard und Wijhe möchte ich ein besonderes Gewicht legen, weil sie mit den theoretischen Anschauungen harmoniren, welche ich mir auf Grund der Untersuchung wirbelloser Thiere von der Entstehung des Nervensystems gebildet habe. Wie ich

in verschiedenen Schriften zu begründen versucht habe, sind protoplasmatische Verbindungen der Zellen die Grundlage, aus der sich die Nervenfibrillen entwickeln. Der specifischen Ausbildung eines Nervensystems geht ein protoplasmatischer Zellenverband voraus, der sich zu einer Zeit ausbildet, wo die nervösen Central- und Endorgane noch näher zusammenliegen.

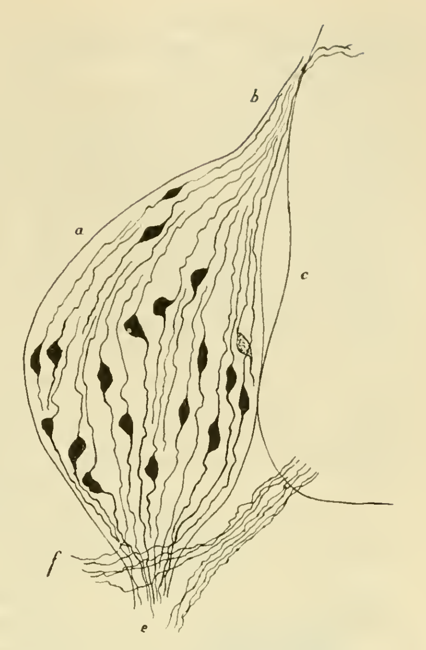


Fig. 304. **Spinalganglion des siebentägigen Hühnchens** (Golgi'sche Methode). Nach Lenhossek.
a Ganglion mit bipolaren Nervenzellen. *b* hintere Wurzel. *c* Rückenmark. *d* vordere Wurzel. *e* ventraler, *f* dorsaler Ast des Spinalnerven.

Etwas später als die ventrale Nervenwurzel wird die dorsale sichtbar; es bilden sich Fibrillen, welche das obere Ende des Spinalknotens mit der Seite des Rückenmarks verbinden; alle Fibrillen werden zuerst in der Nähe des Spinalknotens an entgegengesetzten Seiten desselben sichtbar (Fig. 304 *b* u. *e*); sie erscheinen als Ausläufer bipolarer Ganglienzellen, von denen ein Ausläufer sich nach dem Rückenmark zu vergrössert und sich mit ihm verbindet, während der andere Ausläufer allmählich in die Peripherie auswächst, um in einem peripheren Sinnesorgan zu enden.

2) Die Entwicklung peripherer Nervenstämme.

Von einigen Nerven haben Götte, Semper, Wijhe, Hoffmann, Beard und neuerdings Kupffer die beachtenswerthe, von einigen Seiten (Balfour, Sagemehl) in Zweifel gezogene Angabe gemacht, dass an ihrer Bildung das Hornblatt betheiligt ist. Bei Amphibienlarven und Selachierembryonen ist das in Entwicklung begriffene hintere Ende des Nervus lateralis vagi mit dem Hornblatt, das in der Seitenlinie verdickt ist, vollständig verschmolzen (Fig. 307 *nl*). Etwas weiter nach vorn ist der Nerv abgegliedert und liegt dem Hornblatt noch dicht an, während er in der Nähe des Kopfes weiter in die Tiefe gerückt und zwischen die Muskeln gerathen ist. An den Stellen, an denen sich der Nerv vom Hornblatt entfernt hat, bleibt er nur mittelst feiner Nebenzweige mit der Anlage der Seitenorgane in Verbindung. Aehnliche Befunde sind auch bei mehreren Aesten anderer Kopfnerven bei Selachierembryonen gemacht worden. Vom Facialis z. B. sieht Wijhe einen kurzen Ast nahe seinem Ursprung aus dem Gehirn mit einer verdickten, aus Cylinderzellen zusammengesetzten Stelle der Epidermis der Art verschmolzen, dass er nicht sagen kann, ob an der Uebergangsstelle die Zellenkerne zum Nerven oder zu seinem Endorgan gehören. An einem vorgerückteren Stadium ist der ältere Theil des Nerven von der Anlage des Endorgans abgelöst, in die Tiefe gerückt, durch zwischendringendes Bindegewebe von der Haut getrennt

und mit dem Endorgan nur durch feine Nebenzweige verbunden. Das fortwachsende, jüngere Ende des Nerven hängt aber noch mit dem Hornblatt zusammen.

Auch bei den höheren Wirbelthieren haben Beard, Froriep, Kastschenko Aehnliches beobachtet. Sie finden nämlich die Ganglienanlagen des Facialis, Glossopharyngeus und Vagus am dorsalen Rande der ihnen entsprechenden Schlundspalten in breiter Ausdehnung längere Zeit mit dem Epithel verschmolzen, das verdickt ist und sich als ein Grübchen in die Tiefe gesenkt hat. In den Verbindungen erblicken sie die Anlagen branchialer Sinnesorgane, welche nicht mehr zur völligen Entwicklung gelangen. Auch hält Froriep nach seinen Befunden die Deutung für zulässig, dass an den Stellen, wo die Verschmelzung vorliegt, Bildungsmaterial aus der Epidermis in die Tiefe trete, um sich an der Bildung der Nervenbahnen zu betheiligen. Noch bestimmter spricht sich Beard dahin aus, dass die sensiblen Nervenelemente des ganzen peripheren Nervensystems als Differenzirungen des äusseren Keimblattes unabhängig vom Centralnervensystem entstehen.

Die hier mitgetheilten Angaben über einen in früher Entwicklung bestehenden Zusammenhang gewisser Nervenstämme mit dem äusseren Keimblatt scheinen mir einen Fingerzeig zu geben zu Gunsten der von meinem Bruder und mir geäusserten Hypothese, dass die sensiblen Nerven der Wirbelthiere ursprünglich aus einem subepithelialen Nervenplexus entstanden sind, wie solcher in der Epidermis vieler wirbelloser Thiere besteht.

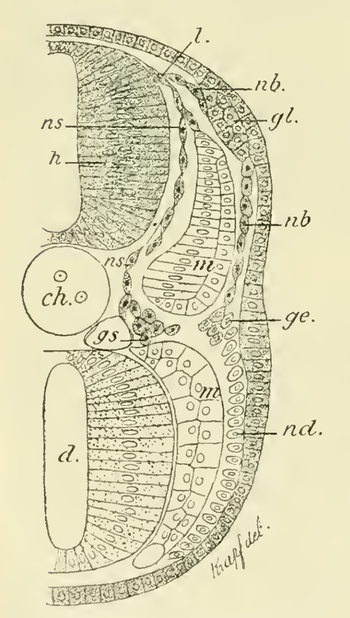


Fig. 305. **Querschnitt durch den Kopf einer Larve von Petromyzon Planeri in der Gegend des Hinterhirns.** Nach Kupffer.

h Hinterhirn. *ch* Chorda. *d* Darm. *m* Mesoblast. *ns* dorsaler Spinalnerv. *nb* branchialer Spinalnerv. *gl* Hinterende des Ganglion laterale vagi. *ge* Ganglion epibranchiale. *nd* Neurodermis.

3) Die Entwicklung der Nerven bei Petromyzon.

Junge Larven von Petromyzon sind für die Frage der Entstehung peripherer Nerven insofern ein wichtiges Object, weil bei ihnen das Mesenchymgewebe sich erst verhältnissmässig spät anlegt, zu einer Zeit, wo schon die ersten Nervenbahnen entwickelt sind. Diese sind Anfangs, wie Kupffer gefunden hat, Ketten an einander gereihter Zellen (Fig. 305 *l*, *ns*, *nb*), die theils vom Nervenrohr, theils von der Epidermis abstammen und mit verdickten Stellen derselben (besonderen Ganglienanlagen) hie und da in Verbindung stehen. Solche Befunde fallen schwer in's Gewicht zu Gunsten der Anschauung, nach welcher die Nervenfasern Differenzirungsproducte zu Reihen verbundener Zellen sind, in ähnlicher Weise, wie die Muskelfibrillen vom Protoplasma vieler Muskelkörperchen und die Bindegewebsfasern von vielen Bindegewebszellen gebildet werden.

4) Die Entwicklung der Kopfnerven.

Die Untersuchungen der letzten Jahre, welche besonders von BALFOUR, MARSHALL, KÖLLIKER, WIJHE, FRORIEP, RABL, KASTSCHENKO, KUPFFER ausgeführt worden sind, haben über die Entwicklung der Kopfnerven, über ihr Verhalten zu den Kopfsegmenten und über ihre Stellung zu den Spinalnerven bedeutsame Resultate gefördert. Auch am Gehirn entstehen, wie am Rückenmark, theils dorsale, theils ventrale Wurzeln. Schon zur Zeit, wo die Hirnplatte noch nicht ganz zum Rohr geschlossen ist (Fig. 306), bildet sich jederseits an der Umschlagsstelle in das Hornblatt eine Nervenleiste (*vg*), welche ziemlich weit vorn beginnt und sich auf Schnittserien continuirlich nach rückwärts verfolgen lässt, wo sie

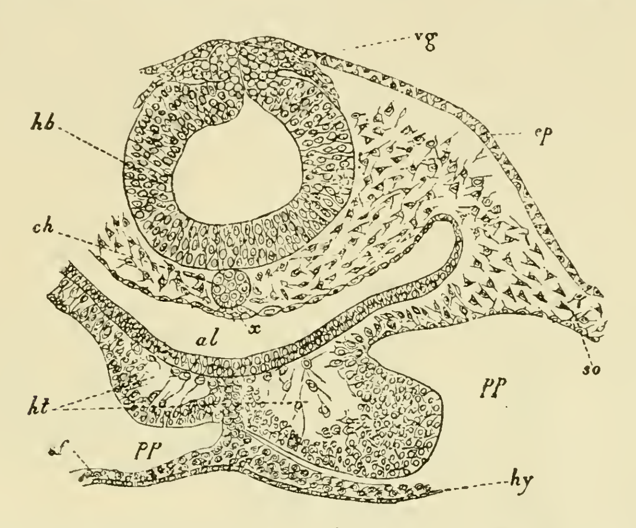


Fig. 306. **Querschnitt durch den Hinterkopf eines Hühnerembryo von 30 Stunden.** Nach BALFOUR.
hb Hinterhirn. *vg* Vagus. *ep* Epiblast. *ch* Chorda. *x* Hypoblastverdickung (möglicherweise ein Rudiment des subchordalen Stranges). *al* Schlund. *ht* Herz. *pp* Leibeshöhle. *so* somatisches Mesoblast (Darmseitenplatte). *hy* Hypoblast.

sich in die Nervenleiste des Rückenmarks fortsetzt. Wenn etwas später der Verschluss und die Ablösung der Hirnblasen vom Hornblatt erfolgt ist, liegt die Leiste dem Dach derselben auf und ist in der Medianebene mit ihm verschmolzen. Aus dieser Anlage sondern sich nun die meisten Hirnnerven in ähnlicher Weise wie die dorsalen Wurzeln der Spinalnerven, nämlich der Trigeminus mit dem Ganglion Gasseri, der Acusticus und Facialis mit dem Ganglion acusticum und dem Ganglion geniculi, der Glossopharyngeus und Vagus mit dem dazu gehörigen Ganglion jugulare und nodosum. Die dorsal entspringenden Nerven rücken später mit ihren Ursprüngen an der Seitenwand der Hirnblasen weiter nach der Basis herab.

Alle übrigen nicht namhaft gemachten Hirnnerven, also: Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus, Accessorius, entwickeln sich als einzelne Auswüchse der Hirnblasen näher ihrer Basis und ausser Zusammenhang mit der Nervenleiste, vergleichbar den vorderen Wurzeln des Rückenmarks.

Vom Hypoglossus der Säugethiere findet FRORIEP, dass er ausser den ventralen auch noch dorsale Ursprungswurzeln mit kleinen Ganglienzellen besitzt. Dieselben bilden sich später zurück.

Trotz dieser wichtigen Uebereinstimmung besteht aber auch ein erheblicher Unterschied in der Nervenvertheilung zwischen Kopf und Rumpf und zwar in doppelter Hinsicht. Erstens versorgen am Kopf die ventralen motorischen Wurzeln (Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus) nur einen Theil der Musculatur, nur die Augenmuskeln und einige Muskeln, die vom Schädel zum Schultergürtel ziehen, also Muskeln, die sich, wie früher gezeigt wurde, aus den Kopfsegmenten anlegen. Andere Muskelgruppen, die von den Kopfseitenplatten abstammen, werden von dem dorsal entstehenden Trigeminus und Facialis innervirt. Danach würden sich die dorsalen Nervenwurzeln des Kopfes von denen des Rumpfes in dem wichtigen Punkte unterscheiden, dass sie sowohl sensible, als auch motorische Fasern enthalten. Das BELL'sche Gesetz würde somit für den Kopfabschnitt der Wirbelthiere eine Modification erfahren und würde das folgende, von WIJHE formulirte Gesetz, welchem auch HATSCHEK beistimmt, an seine Stelle zu treten haben:

„Am Kopfe sind die dorsalen Nervenwurzeln nicht nur sensitiv, sondern innerviren auch die aus den Seitenplatten, nicht aber die aus den Ursegmenten (Somiten) stammenden Muskeln."

„Die ventralen Wurzeln sind motorisch, innerviren aber nur die Muskeln der Ursegmente (Somite), nicht diejenigen der Seitenplatten."

Zweitens kommen im Bereich des Kopfes ausser dem „spinalen Nervensystem", das auch am Rumpf sich findet, noch Nervenzweige und Ganglien vor, welche KUPFFER als branchiales System zusammenfasst und dem spinalen gegenüberstellt. Das branchiale System ist bei Petromyzon, wo es KUPFFER untersucht hat, gut ausgeprägt, scheint aber auch den übrigen Wirbelthieren nicht zu fehlen.

Nach KUPFFER sondert sich bei Petromyzon die Nervenanlage, die als Leiste aus der dorsalen Kante des Hirnrohrs hervorwächst, am Kopf frühzeitig in zwei getrennte Züge (Fig. 305), 1. in einen Zug (*ns*), der zwischen Hirn und Mesoblast ventral herabsteigt, in einem Spinalganglion (*gs*) endet und sich der dorsalen Wurzel eines Spinalnerven vergleichen lässt, und 2. in einen Zug, der nach aussen vom Mesoblast sich unter der Epidermis ausbreitet und den branchialen Ast (*nb*) darstellt, der einem typischen Spinalnerven fehlt. Mit ihm sind mehrere, nur dem Kopfbereich eigenthümliche Ganglienanlagen verbunden, die als Ganglion laterale (*gl*) und epibranchiale (*ge*) bezeichnet werden.

Seit GEGENBAUR's Untersuchung über das Kopfskelet der Selachier ist vielfach die Frage erörtert worden, ob die Nerven am Kopf sich auf einzelne Segmente in ähnlicher Weise wie am Rumpf vertheilen lassen.

Da die Ansichten der einzelnen Forscher hinsichtlich der im Kopfbereich vorhandenen Mesodermsegmente, wie wir früher gesehen haben, noch weit aus einander gehen, kann es nicht Wunder nehmen, dass auch die Frage der Vertheilung der Nerven auf die einzelnen Segmente in verschiedener Weise beantwortet wird.

Nach WIJHE sind am Kopfe der Selachier neun Segmente zu unterscheiden. Zum ersten gehören der Ramus ophthalmicus des Trigeminus und

als motorische Wurzel der Oculomotorius. Das zweite Segment versorgt der übrige Theil des Trigeminus mit dem ventral entstehenden Trochlearis. Die dorsalen Wurzeln des dritten (und vierten?) Segmentes repräsentirt der Acustico-facialis, die ventralen der Abducens. Das fünfte Segment besitzt nur den rein sensiblen, aus der Nervenleiste entspringenden Glossopharyngeus. Das sechste bis neunte Segment werden vom Vagus und Hypoglossus innervirt, von denen der erstere einer Reihe dorsaler, der letztere einer Reihe ventraler Wurzeln entspricht. Eine Tabelle über die Metamerie des Ammocoetes giebt HATSCHEK im Anatomischen Anzeiger, 1893, Seite 91.

Wie aus dem kurzen Ueberblick hervorgeht, bestehen noch manche ungelöste Probleme auf dem schwierigen Gebiet der Entwicklung des peripheren Nervensystems. Ohne mich in eine weitere Erörterung der uns hier entgegengetretenen Gegensätze einzulassen, beschliesse ich diesen Abschnitt mit einer vergleichend anatomischen Betrachtung, welche mir geeignet erscheint, für den BELL'schen Lehrsatz oder die Thatsache des getrennten Ursprungs der sensiblen, dorsalen und der motorischen, ventralen Wurzelfasern die morphologische Erklärung zu liefern.

Bei Amphioxus und bei den Cyclostomen sind motorische und sensible Nervenfasern nicht nur in ihrem Ursprung aus dem Rückenmark, sondern auch in ihrer ganzen peripheren Verbreitung vollständig von einander getrennt; erstere begeben sich von ihrem Rückenmarksursprung aus direct zu den Muskelsegmenten, letztere steigen an die Oberfläche empor, um sich überall in der Haut auszubreiten und zu den Sinneszellen und Sinnesorganen derselben zu treten. Die bei Amphioxus und den Cyclostomen noch scharf durchgeführte Sonderung des peripheren Nervensystems in einen sensiblen und in einen motorischen Abschnitt erklärt sich aus der räumlich gesonderten Entstehung ihrer betreffenden Endgebiete, da die Sinneszellen aus dem äusseren Keimblatt, die willkürlichen Muskelmassen aus einem Bezirk des mittleren Keimblattes ihren Ursprung nehmen. Daher haben sich die sensiblen Nervenfasern im Anschluss an das äussere Keimblatt, die motorischen im Anschluss an die Muskelsegmente aus dem Rückenmark entwickelt.

Als die ursprüngliche Lage der sensiblen Nervenfasern betrachte ich die subepitheliale in der Weise, wie wir bei vielen wirbellosen Thieren das ganze periphere, sensible Nervensystem als einen in der untersten Schicht der Epidermis gelegenen Plexus ausgebildet finden. Darauf, dass ein solches Lageverhältniss auch für die Wirbelthiere das ursprüngliche gewesen ist, scheinen mir die oben referirten, wichtigen Befunde hinzuweisen, nach denen viele Hautnerven (N. lateralis etc. Fig. 307 *nl*) mit der Epidermis bei ihrer Entstehung verschmolzen sind und sich erst nachträglich von ihr ablösen, um in das unterliegende Mesenchym tiefer hinein zu rücken.

Wenn mit Ausnahme des Amphioxus und der Cyclostomen bei allen übrigen Wirbelthieren sensible und motorische Nervenfasern bald nach ihrem getrennten Ursprung aus dem Rückenmark sich zu gemischten Stämmen verbinden, so sehe ich hierin einen abgeleiteten Zustand und halte ihn namentlich durch folgende, entwicklungsgeschichtliche Momente

verursacht, durch die Lageveränderung des Rückenmarks und der Muskelmassen und durch die bedeutende Zunahme der Stützsubstanzen.

Da das Rückenmark von seinem Mutterboden weit ab in tiefere Schichten des Körpers zu liegen kommt, werden auch die Hautnerven ihm folgen müssen und an ihrem Ursprung sich dem entsprechend von ihrem Endgebiet entfernen. Indem auch andererseits die Muskelplatten

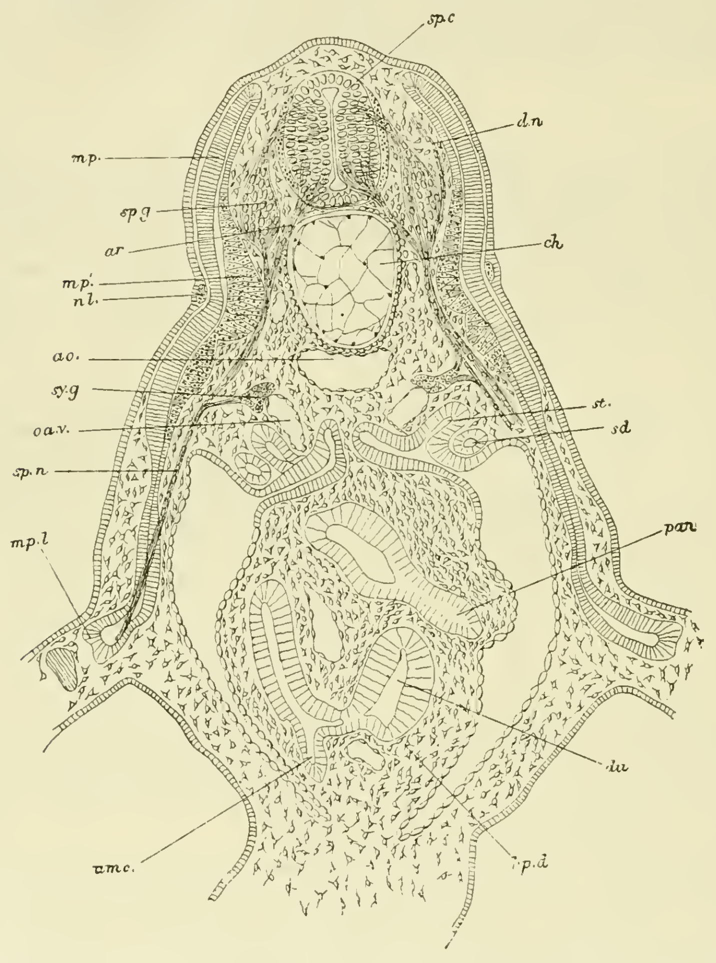


Fig. 307. **Querschnitt durch den Vorderrumpf eines Scylliumembryo.** Nach Balfour.

Zwischen der dorsalen Rumpfwand und der Bauchwand, an welcher der Ansatz vom Stiel des Dottersacks getroffen ist, spannt sich ein breites, zellenreiches Mesenterium aus und trennt die Leibeshöhle vollständig in eine linke und eine rechte Hälfte. Im Mesenterium ist zweimal das Duodenum (*du*) getroffen, welches nach oben die Anlage des Pancreas (*pan*), nach unten die Anlage der Leber *hpd* abgiebt. Ferner sieht man die Abgangsstelle des Dottergangs (*umc*) vom Duodenum. *spc* Rückenmark. *spg* Ganglien der hinteren Wurzel. *ar* vordere Wurzel. *dn* dorsalwärts verlaufender, von der hinteren Wurzel entspringender Ast. *mp* Muskelplatte. *mp*¹ der bereits in Muskeln umgewandelte Theil derselben. *mpl* ein Theil der Muskelplatte, aus dem die Muskeln der Extremitäten hervorgehen. *nl* Nervus lateralis. *ao* Aorta. *ch* Chorda. *syg* Sympathicusganglion. *cav* Cardinalvene. *spn* Spinalnerv. *sd* Segmentalgang (Urnierengang). *st* Segmentalrohr (Urnierencanälchen).

um das Nervenrohr herumwachsen, werden einzelne motorische und sensible Nervenstränge auf dem Wege zu ihren Endgebieten einander nahe gebracht werden. Besonders aber wird dies überall da eintreten, wo die motorischen und sensiblen Endgebiete wie an den Extremitäten vom Ursprung der Nerven aus dem Rückenmark weit abliegen. Die so veranlasste, gegenseitige Annäherung sensibler und motorischer Nervenzüge wird schliesslich zur Entstehung gemeinsamer Bahnen führen nach demselben Princip vereinfachter Organisation, nach welchem sich auch die Gefässe dem Verlauf der Nerven auf das Innigste anschliessen.

3) Die Entwicklung des Sympathicus.

Die Entwicklung des sympathischen Nervensystems ist noch von wenigen Seiten untersucht worden. Balfour gab zuerst an, dass es im Zusammenhang mit den Hirn- und Rückenmarksnerven seinen Ursprung nimmt und daher, wie diese, in letzter Instanz vom äusseren Keimblatt abzuleiten ist. Bei Selachiern fand er die sympathischen Ganglien (Fig. 307 *sy.g*) als kleine Anschwellungen an den Hauptstämmen der Spinalnerven (*sp.n*) etwas unterhalb ihrer Ganglien (*sp.g*). An älteren Embryonen entfernen sie sich nach Balfour's Angaben weiter von den Spinalknoten und treten dann nachträglich unter einander durch Entwicklung von Längscommissuren zu einem Grenzstrang zusammen.

Am eingehendsten hat sich Onodi in einer auf mehrere Wirbelthierclassen sich erstreckenden Untersuchung mit der Entstehung des Sympathicus beschäftigt. Nach ihm stammen, wie es Balfour vermuthet hat und wie auch neuerdings Beard, His sen. und jun. bestätigen, die sympathischen Ganglien direct von den spinalen ab. Wie bei den Fischen am besten zu verfolgen ist, wuchern die Spinalganglien an ihrem ventralen Ende. Die gewucherte Partie löst sich ab und rückt als Anlage eines sympathischen Ganglions mehr ventralwärts. Die Anlagen der einzelnen Segmente sind Anfangs von einander isolirt. Der Grenzstrang ist ein secundäres Product, dadurch entstanden, dass die einzelnen Ganglien einander entgegenwachsen und sich verbinden. Von ihm leiten sich dann ferner die sympathischen Ganglien und Geflechte der Brust- und Leibeshöhle ab. So lässt His jun. von den Ganglien des Grenzstrangs Gruppen von Ganglienzellen in die Herzanlage activ einwandern und die dort gelegenen Herzganglien bilden. (His, Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbelthieren.)

Zusammenfassung.

Centralnervensystem.

1) Das Centralnervensystem entwickelt sich aus dem als Medullarplatte bezeichneten, verdickten Bezirk des äusseren Keimblattes.

2) Die Medullarplatte faltet sich zum Medullarrohr zusammen (Medullarwülste, Medullarrinne).

3) Die Bildung des Nervenrohrs zeigt im Besonderen drei Modificationen: a) Amphioxus, b) Petromyzonten, Teleostier, c) die übrigen Wirbelthiere.

4) Am Medullarrohr verdicken sich die Seitenwände, während ventrale und dorsale Wand dünn bleiben, in die Tiefe der vorderen und hinteren Längsspalten rücken und zu den Commissuren der Rückenmarkshälften werden.

5) Ursprünglich füllt das Rückenmark den ganzen Wirbelcanal aus, wächst aber langsamer als dieser und endet daher später am zweiten Lendenwirbel (Erklärung des schrägen Verlaufs der Lenden- und Sacralnerven).

6) Der Theil des Nervenrohrs, welcher zum Gehirn wird, gliedert sich in die drei primären Hirnblasen (primäres Vorderhirnbläschen, Mittelhirnbläschen, Hinterhirnbläschen).

7) Am primären Vorderhirnbläschen stülpen sich die Seitenwandungen zu den Augenblasen, die vordere Wand zum Grosshirnbläschen aus.

8) Das Hinterhirnbläschen zerfällt durch Einschnürung in das Kleinhirn- und Nachhirnbläschen.

9) Somit werden aus den drei primären schliesslich fünf secundäre, in einer Reihe hinter einander gelegene Hirnbläschen [a) Grosshirnbläschen, b) Zwischenhirnbläschen mit den seitlich ansitzenden Augenblasen, c) Mittelhirnbläschen, d) Kleinhirnbläschen, e) Nachhirnbläschen].

10) Die die Hirnbläschen unter einander verbindende, ursprünglich gerade Achse erfährt später an einzelnen Stellen starke Krümmungen, in deren Folge die Bläschen sich gegen einander verschieben (Kopfbeuge, Brückenbeuge, Nackenbeuge). Der Kopf- und Nackenbeuge entsprechen an der Oberfläche der Embryonen der Kopf- oder Scheitelhöcker und der Nackenhöcker.

11) Von den fünf Hirnbläschen sind die einzelnen Hirntheile ableitbar, worüber die nebenstehende Tabelle (Mihalkovics, Schwalbe) eine Uebersicht giebt.

12) Bei der Umwandlung der Bläschen finden folgende Processe statt: a) einzelne Stellen der Wandungen verdicken sich in mehr oder minder hohem Grade, während andere Stellen eine Verdünnung erfahren und keine Nervensubstanz entwickeln (Deckplatte des dritten und vierten Ventrikels); b) die Bläschenwandungen falten sich ein; c) einzelne Bläschen (erstes und viertes) überflügeln in hohem Grade in ihrem Wachsthum die übrigen (Zwischen-, Mittel-, Nachhirn).

13) Von den Hohlräumen der Bläschen leiten sich die vier Hirnkammern und die Sylvi'sche Wasserleitung her.

14) Von den fünf Bläschen ist das Mittelhirnbläschen, welches die Vierhügel liefert, das conservativste und erfährt die geringfügigsten Umwandlungen.

15) Zwischen- und Nachhirnbläschen zeigen eine ähnliche Veränderung, indem ihre obere Wand oder die Deckplatte sich zu einer einfachen Lage von Epithelzellen verdünnt und in Verbindung mit der wuchernden, weichen Hirnhaut die Adergeflechte erzeugt (vorderes, seitliches, hinteres Adergeflecht: vorderer und hinterer Hirnschlitz).

16) Das Grosshirnbläschen zerfällt unter Entwicklung der Mantelspalte und der grossen Hirnsichel in zwei seitliche Hälften, die beiden Hemisphärenbläschen.

17) Die Hemisphärenbläschen übertreffen schliesslich beim Menschen an Masse alle übrigen Hirntheile und wachsen von oben und von der Seite als Hirnmantel über das zweite bis fünfte Hirnbläschen oder den Hirnstamm herüber.

<table>
<tr><th colspan="2">Bezeichnung der Hirnbläschen.</th><th>Boden.</th><th>Decke.</th><th>Seitentheile.</th><th>Hohlraum.</th><th></th></tr>
<tr><td rowspan="2">I. Primäres Hinterhirnbläschen.</td><td>1) Nachhirnbläschen.</td><td>Medulla oblongata.</td><td>Membrana tectoria ventriculi quarti (obex, ligula).</td><td>Pedunculi cerebelli.</td><td rowspan="2">Ventriculus quartus.</td><td rowspan="4">A. Hirnstamm.</td></tr>
<tr><td>2) Kleinhirnbläschen (secundäres Hinterhirn).</td><td>Pons Varolii.</td><td>Velum medullare posterius
Cerebellum.
Velum medullare anterius.</td><td>Crura cerebelli ad pontem.
Processus cerebelli ad cerebrum.</td></tr>
<tr><td colspan="2">II. Mittelhirnbläschen. (3).</td><td>Pedunculi cerebri.
Lamina perforata posterior.</td><td>Corpora quadrigemina.</td><td>Laqueus.
Brachia conjunctiva.
Corpus geniculatum mediale.</td><td>Aquaeductus Sylvii.</td></tr>
<tr><td rowspan="2">III. Primäres Vorderhirnbläschen.</td><td>4) Zwischenhirnbläschen.</td><td>Corpora candicantia.
Tuber cinereum cum infundibulo.
Chiasma nervorum opticorum.</td><td>Commissura posterior.
Glandula pinealis.
Membrana tectoria ventriculi tertii (taenia thalami).</td><td>Thalamus opticus.</td><td>Ventriculus tertius.</td></tr>
<tr><td>5) Grosshirnbläschen (secundäres Vorderhirn).</td><td>Lamina perforata anterior.
Lobus olfactorius.
Insula (mit Nucleus caudatus und lentiformis) wird noch zum Hirnstamm gerechnet.</td><td colspan="2">Manteltheil der Grosshirn-Hemisphären.
Corpus callosum; Commissura anterior.
Fornix; Septum pellucidum.</td><td>Ventriculi laterales.</td><td>B. Hirnmantel.</td></tr>
</table>

18) Bei der Faltenbildung der Hemisphären unterscheidet man Fissuren und Sulci.

19) Die Fissuren (Fossa Sylvii, Fissura hippocampi, Fissura chorioidea, Fissura calcarina, Fissura occipitalis) sind totale Einfaltungen der Hirnwand, durch welche an der Oberfläche tiefe Einschnitte und nach den Seitenventrikeln zu entsprechende Vorsprünge bedingt werden (Corpus striatum, Ammonswulst [Cornu ammonis], Adergeflechtsfalte, Calcar avis).

20) Die Sulci sind Einschnitte, welche auf die Hirnrinde beschränkt und je nach der Zeit ihrer Entstehung tiefer oder seichter sind (primäre, secundäre, tertiäre Sulci).

21) Die Fissuren treten im Allgemeinen früher als die Sulci auf.

22) Der Riechnerv ist nicht einem peripheren Nervenstamm gleichwerthig, sondern, wie die Augenblasen und der Sehnerv, ein besonderer, durch Ausstülpung aus dem Stirnlappen der Grosshirnhemisphären entstandener Hirntheil (Riechlappen, Lobus olfactorius mit Bulbus und Tractus olfactorius). (Mächtige Entwicklung des Riechlappens bei niederen Wirbelthieren [Haien], Verkümmerung beim Menschen.)

Peripheres Nervensystem.

23) Die Spinalknoten entwickeln sich aus einer Nervenleiste, welche aus der Verschlussstelle des Nervenrohrs jederseits zwischen ihm und dem Hornblatt nach abwärts wächst und sich in der Mitte jedes Ursegments zu einem Ganglion verdickt.

24) Die Spinalknoten stammen daher, wie das Nervenrohr selbst, vom äusseren Keimblatt ab.

25) Die sympathischen Ganglien des Grenzstrangs sind wahrscheinlich abgeschnürte Theile der Spinalknoten.

26) Ueber die Entwicklung der peripheren Nervenfasern bestehen verschiedene Hypothesen:

Erste Hypothese. Die peripheren Nervenfasern wachsen aus dem Centralnervensystem hervor und verbinden sich erst secundär mit ihrem peripheren Endapparat.

Zweite Hypothese. Die Anlagen des peripheren Endapparats (Muskeln, Sinnesorgane) und das centrale Nervensystem hängen von frühen Stadien der Entwicklung an durch Verbindungsfäden und zu Ketten an einander gereihte Zellen zusammen, welche zu Nervenfasern werden (Hensen).

27) Vordere und hintere Nervenwurzeln entwickeln sich von Anfang an getrennt von einander, die einen ventral, die anderen dorsal am Rückenmark.

28) Die Hirnnerven entstehen zum Theil wie hintere, zum Theil wie vordere Wurzeln der Rückenmarksnerven.

29) Aus einer an der Verschlussstelle der Hirnblasen hervorwachsenden Nervenleiste entwickeln sich folgende Hirnnerven mit ihren Ganglien, welche Spinalknoten vergleichbar sind: der Trigeminus mit dem Ganglion Gasseri, der Acusticus und Facialis mit dem Ganglion acusticum und G. geniculi, der Glossopharyngeus und Vagus mit dem Ganglion jugulare und nodosum.

30) Wie ventrale Wurzeln von Spinalnerven entwickeln sich der Oculomotorius, Trochlearis, Abducens, Hypoglossus und Accessorius.

31) Der Riech- und Sehnerv sind umgewandelte Hirntheile.

II. Die Entwicklung der Sinnesorgane. Auge, Gehör- und Geruchsorgan.

Wie für das Centralnervensystem, so bildet das äussere Keimblatt den Mutterboden für die höheren Sinnesorgane: für das Auge, für das Gehör- und das Geruchsorgan. Denn es liefert das Sinnesepithel, einen Bestandtheil, der im Vergleich zu den übrigen vom Mesenchym abstammenden Theilen an Volumen zwar sehr zurücktritt, dafür aber sowohl in functioneller als in morphologischer Hinsicht weitaus der wichtigste ist. Ob ein Sinnesorgan zum Sehen, Hören, Riechen oder Schmecken geeignet ist, hängt in erster Linie vom Charakter des Sinnesepithels, das heisst davon ab, ob es aus Seh-, Hör-, Riech- oder Geschmackszellen zusammengesetzt ist. Aber auch in morphologischer Hinsicht steht der epitheliale Theil im Vordergrund, indem er vorzugsweise die Grundform der Sinnesorgane bestimmt und den festen Mittelpunkt abgiebt, um welchen sich die übrigen, mehr accessorischen Bestandtheile herum anordnen. Am deutlichsten lässt sich der genetische Zusammenhang mit dem äusseren Keimblatt bei manchen Wirbellosen erkennen, insofern hier noch dauernd die Sinnesorgane in der Epidermis gelegen sind, während sie sich bei den Wirbelthieren bekanntlich zum Schutze in tiefere Gewebsschichten einbetten. Ich beginne mit dem Auge und wende mich dann zum Gehör- und Geruchsorgan.

A) Die Entwicklung des Auges.

Wie bereits bei der Beschreibung des Gehirns hervorgehoben wurde, stülpt sich die Seitenwand des primären Vorderhirns (Fig. 308, 309) nach aussen hervor und liefert die primären Augenblasen (*au*), welche sich mehr und mehr abschnüren und nur noch durch einen engen Stiel mit dem Zwischenhirn in Verbindung bleiben (Fig. 309 *A*, *st*). Sie besitzen im Innern eine geräumige Höhle, die durch den engen Canal des Augenblasenstiels mit dem Ventrikelsystem des Gehirns in Zusammenhang steht. Bei manchen Wirbelthieren, bei welchen das Centralnerven-

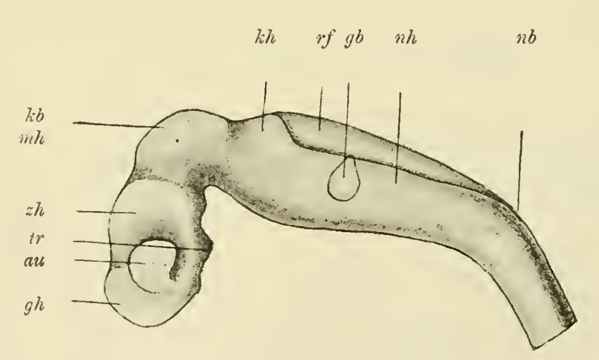


Fig. 308. **Gehirn eines menschlichen Embryo der dritten Woche** (*Lg*). Profilconstruction nach His.

gh Grosshirnblase. *zh* Zwischenhirnblase. *mh* Mittelhirnblase. *kh* und *nh* Kleinhirn- und Nachhirnbläschen. *au* Augenblase. *gb* Gehörbläschen. *tr* Trichter (Infundibulum). *rf* Rautenfeld. *nb* Nackenbeuge. *kb* Kopfbeuge.

system als solide Bildung angelegt wird, wie bei den Cyclostomen und Knochenfischen, sind auch die Augenblasen ohne Hohlraum; ein solcher tritt erst später zu Tage, wenn sich das Centralnervensystem zu einem Rohre aushöhlt.

Da das Gehirn längere Zeit nur durch eine ausserordentlich dünne Bindegewebsschicht von dem Hornblatt getrennt ist, so legen sich an letzteres auch die primären Augenblasen bei ihrer Hervorstülpung entweder unmittelbar an, wie beim Hühnchen, oder werden, wie bei den Säugethieren, von ihm nur durch eine sehr dünne Zwischenschicht getrennt.

An jeder Augenblase können wir eine laterale, eine mediale, eine obere und eine untere Fläche unterscheiden. Als laterale bezeichne ich die Fläche, welche an der Körperoberfläche das Hornblatt berührt, als mediale die entgegengesetzte, mit dem Augenblasenstiel verbundene, als untere endlich die Fläche, welche in einer Flucht mit der Basis des Zwischenhirns liegt. Es wird diese Bezeichnung zweckmässig sein, um uns über die Wandlungen zu orientiren, welche die Augenblase in ihrer Form dadurch erfährt, dass sie an zwei Stellen, nämlich an ihrer lateralen und an ihrer unteren Fläche eingestülpt wird. Die eine Einstülpung hängt mit der Entwicklung der Linse, die andere mit der Entwicklung des Glaskörpers zusammen.

Die erste Anlage der Linse erfolgt beim Hühnchen schon am zweiten Tage der Bebrütung, beim Kaninchen etwa zehn Tage nach der Befruchtung des Eies. An der Stelle, wo das Hornblatt über die Oberfläche der primären Augenblase hinzieht, verdickt es sich ein wenig und stülpt sich daselbst zu einer kleinen Grube ein (Fig. 309 *A*, *lg*). Indem die Linsengrube sich vertieft, wobei ihre Ränder sich entgegenwachsen und sich endlich berühren, wandelt sie sich in das Linsensäckchen (Fig. 309 *B*, *ls*) um, welches noch eine Zeit lang durch einen soliden Epithelstrang (*lst*) den Zusammenhang mit seinem Mutterboden, dem Hornblatt, bewahrt. Bei seiner Abschnürung treibt natürlich das Säckchen die ihm dicht anliegende, laterale Wand der Augenblase vor sich her und stülpt sie gegen die mediale Wand zu ein.

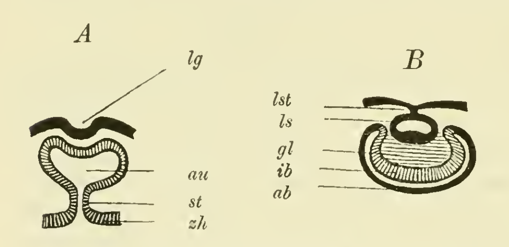


Fig. 309. **Zwei Schemata zur Entwicklung des Auges.**

A Die primäre Augenblase *au*, durch einen hohlen Stiel *st* mit dem Zwischenhirn *zh* verbunden, wird in Folge der Entwicklung der Linsengrube *lg* eingestülpt.

B Die Linsengrube hat sich zum Linsensäckchen (*ls*) abgeschnürt. Aus der Augenblase ist der Augenbecher mit doppelten Wandungen, einer inneren *ib* und einer äusseren *ab* entstanden. *lst* Linsenstiel. *gl* Glaskörper.

Gleichzeitig mit der Linsenentwicklung wird die primäre Augenblase auch von unten her eingestülpt längs einer Linie, die vom Hornblatt zum Ansatz des Augenblasenstieles reicht und sich auf diesen selbst eine Strecke weit noch fortsetzt (Fig. 310 *au.s*). Es wuchert hier vom einhüllenden embryonalen Bindegewebe eine Blutgefässschlinge, in weiche, gallertige Substanz (*gl*) eingebettet, gegen die untere Fläche der primären Augenblase und ihres Stieles vor und drängt sie nach oben vor sich her.

In Folge beider Einstülpungen gewinnt die Augenblase die Form eines Bechers oder einer Schale, zu welcher ihr Stiel (*Sn*) gleichsam den Fuss abgibt. Der Augenbecher, wie wir von jetzt ab die Bildung bezeichnen können, zeigt aber zwei Eigenthümlichkeiten. Einmal besitzt er an seiner unteren Wand noch einen Defect (Fig. 310 *au.s*); denn es verläuft hier eine Spalte (*au.s*) vom Rande der weiten, die Linse (*l*) umfassenden Oeffnung bis zum Ansatz des Stiels (*Sn*). Sie

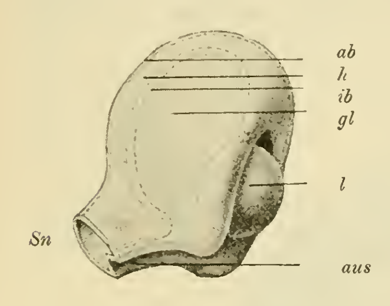


Fig. 310. **Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper.** *ab* äussere Wand des Bechers. *ib* innere Wand desselben. *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet. *Sn* Anlage des Sehnerven. (Augenblasenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche.) *aus* Augenspalte. *gl* Glaskörper. *l* Linse.

wird durch die Entwicklung des Glaskörpers (*gl*) bedingt und führt den Namen der fötalen Augenspalte. Anfänglich ist sie ziemlich weit, verengert sich dann aber immer mehr, indem die Spaltenränder zusammenrücken, und schliesst sich endlich vollständig. Zweitens ist der Augenbecher, ähnlich dem als Spielzeug gebräuchlichen Vexirbecher mit doppelten Wandungen versehen, die längs der vorderen Oeffnung und der unteren Spalte in einander übergehen. Sie sollen im Folgenden als inneres (Fig. 309 *B* und 310 *ib*) und äusseres Blatt (*ab*) unterschieden werden; ersteres ist der eingestülpte, letzteres der nicht eingestülpte Theil der primären Augenblase.

Beim Beginn der Einstülpung sind beide Blätter noch durch einen weiten Zwischenraum (*h*) getrennt, der durch den Augenblasenstiel (*Sn*) in den dritten Ventrikel führt, in der Folgezeit aber in demselben Maasse enger wird, als sich im Innern der Glaskörper vergrössert. Schliesslich kommen äusseres und inneres Blatt dicht auf einander zu liegen. (Fig. 311 *pi* u. *r*.) Den Inhalt des Bechers bilden die Anlagen der Linse (*le* u. *lf*) und des Glaskörpers (*g*). Letzterer füllt den Grund des Bechers, die Linse seine Oeffnung aus.

Bei dem Einstülpungsprocess hat auch der Augenblasenstiel seine Form verändert. Ursprünglich ist er ein enges Rohr mit epithelialer Wandung, geht dann aber in einen mit doppelter Epithelwand versehenen Halbcanal über, indem seine untere Fläche durch die Bindegewebswucherung, welche nach vorn den Glaskörper liefert, auch mit eingestülpt wird. Später legen sich die Ränder des Halbcanals zusammen und verwachsen unter einander. Hierdurch wird der Bindegewebsstrang mit der in ihm verlaufenden Arteria centralis retinae in das Innere des Stiels, der nun eine ganz compacte Bildung darstellt, aufgenommen.

An der Entwicklung des ganzen Auges nimmt endlich auch das Gewebe des Zwischenblattes, abgesehen davon, dass es den Glaskörper liefert, noch weiteren regen Antheil, indem seine an den Augenbecher angrenzende Schicht sich zur Blutgefässhaut (Fig. 311 *ch*) und zur Faserhaut des Auges differenzirt.

Nachdem ich so in kurzen Zügen die Herkunft der wichtigsten Bestandtheile des Auges geschildert habe, wird es im Folgenden meine Aufgabe sein, die Entwicklung jedes einzelnen Theiles im Besonderen genauer zu verfolgen; ich werde mit Linse und Glaskörper beginnen, dann zum Augenbecher übergehen und hier zugleich die Entstehung der Blutgefässe und der Faserhaut des Auges, sowie des Sehnerven anschliessen; in einem letzten Abschnitt werde ich die Entwicklungsgeschichte der zum Augenbecher hinzutretenden, accessorischen Organe, der Augenlider, der Thränendrüse und der Thränenausführgänge folgen lassen.

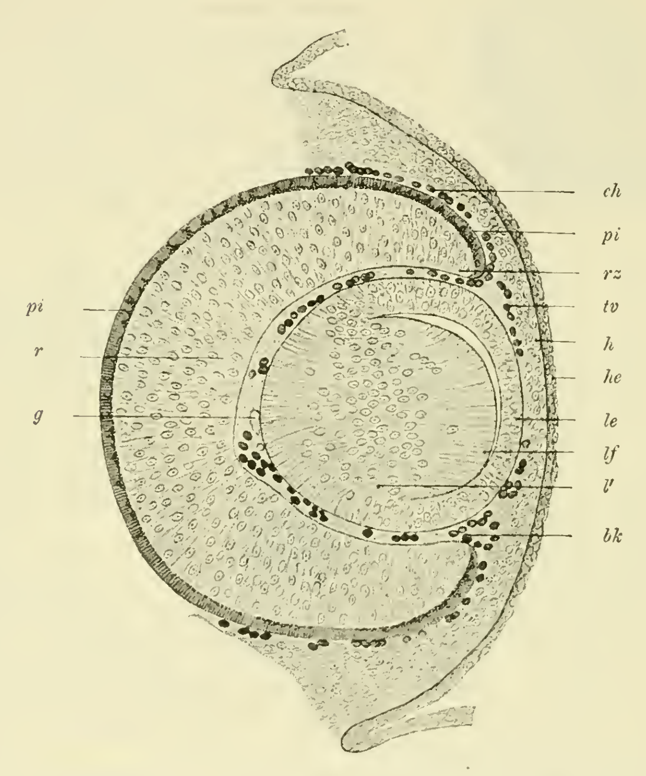


Fig. 311. **Durchschnitt durch die Augenanlage eines Mäuseembryo.** Nach Kessler.

pi Pigmentepithel des Auges (äussere Lamelle des secundären Augenbechers). *r* Retina (innere Lamelle des secundären Augenbechers). *rz* Randzone des Augenbechers, die die Pars ciliaris et iridis retinae bildet. *g* Glaskörper mit Gefässen. *tv* Tunica vasculosa lentis. *bk* Blutkörperchen. *ch* Aderhaut des Auges (Chorioidea). *lf* Linsenfasern. *le* Linsenepithel. *l'* Zone der Linsenfaserkerne. *h* Hornhautanlage. *he* äusseres Hornhautepithel.

a) Die Entwicklung der Linse.

Wenn sich das Linsensäckchen vom Hornblatt vollständig abgeschnürt hat (Fig. 309 *B*, *ts*), besitzt es eine dicke Wandung, die von 2—3 Lagen von Epithelzellen zusammengesetzt wird, und schliesst einen Hohlraum ein, der bei den Vögeln von Flüssigkeit, bei den Säugethieren von einem Haufen kleiner Zellen theilweise ausgefüllt wird. Der Zellen-

haufen rührt hier von einer Wucherung der oberflächlichsten, abgeplatteten Schicht des Hornblattes her; er ist für die weitere Entwicklung ohne Bedeutung, eine vergängliche Masse, die bald zerfällt und aufgesaugt wird, wenn sich die Linsenfasern entwickeln (Arnold, Mihalkovics, Gottschau, Koranyi).

Nach aussen wird die Epithelblase durch eine dünne Membran, welche sich später zur Linsenkapsel (Capsula lentis) verdickt, schärfer abgegrenzt. Ueber ihre Entwicklung stehen sich zwei verschiedene Ansichten gegenüber. Nach der einen ist die Linsenkapsel eine Cuticularbildung, das heisst eine Bildung, die von den Linsenzellen an ihrer Basis abgeschieden worden ist; nach der anderen Ansicht ist sie das Product einer das Linsensäckchen einhüllenden, bindegewebigen Schicht, auf welche im Folgenden noch näher eingegangen werden wird.

Auf späteren Stadien treten in der Ausbildung der vorderen und der hinteren Wand des Linsensäckchens erhebliche Differenzen auf (Fig. 311). Im Bereich der vorderen Wand flacht sich das Epithel (*le*) mehr und mehr ab; aus den Cylinderzellen gehen cubische Elemente

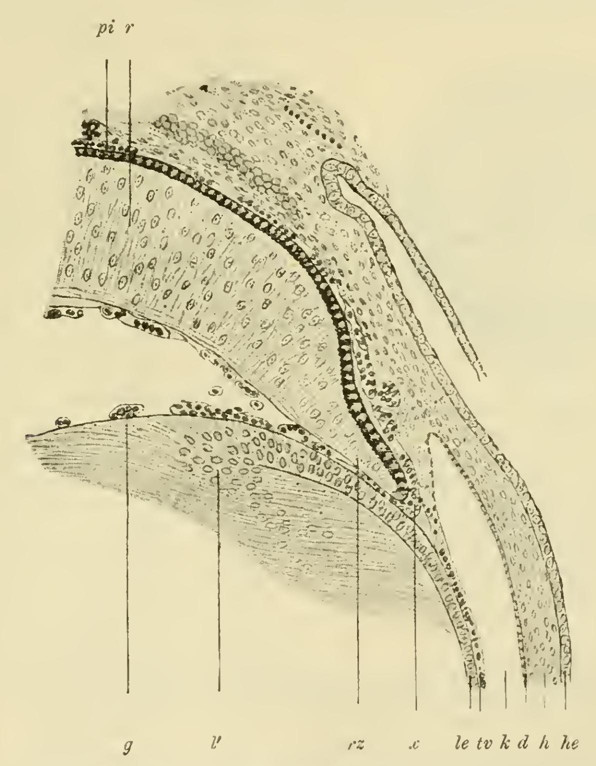


Fig. 312. **Theil eines Durchschnitts durch die Augenanlage eines Mäuseembryo. Etwas älteres Stadium als das in Figur 311 abgebildete.** Nach Kessler.

Man sieht einen Theil der Linse, den Rand des Augenbechers, die Hornhaut und Augenkammer. *pi* Pigmentepithel des Auges. *r* Retina. *rz* Randzone des Augenbechers. *g* Gefässe des Glaskörpers in der Gefässkapsel der Linse. *tv* Tunica vasculosa lentis. *x* Zusammenhang der Aderhaut des Auges mit der Tunica vasculosa lentis. *l'* Uebergang des Linsenepithels in die Linsenfasern. *le* Linsenepithel. *k* Augenkammer. *d* Descemet'sche Membran. *h* Hornhaut. *he* Hornhautepithel.

hervor, die sich zeitlebens in einfacher Schicht erhalten und in der Linse des Erwachsenen das sogenannte Linsenepithel bilden (Fig. 311 *le*). An der hinteren Wand dagegen nehmen die Zellen an Länge sehr bedeutend zu (Fig. 311 *lf*) und wachsen zu langen Fasern aus, die einen hügelartigen Vorsprung in die Höhle des Säckchens bedingen. Die Fasern stehen senkrecht auf der hinteren Wand, sind in der Mitte derselben am längsten, werden nach dem Linsen-Aequator (Fig. 311 u. 312 *l'*) zu kürzer und schliesslich zu gewöhnlichen Cylinderzellen, und diese gehen wieder, indem sie noch niedriger werden, in die cubischen Zellen des Linsenepithels über (*le*). Auf diese Weise schiebt sich zwischen den aus Fasern gebildeten Theil und das Linsenepithel eine am Aequator gelegene Uebergangszone ein.

Die nächsten Veränderungen bestehen darin, dass die Fasern an Länge zunehmen, bis sie mit ihrem vorderen Ende das Epithel getroffen haben (Fig. 312). Somit ist jetzt das Säckchen zu einem soliden Gebilde geworden, welches als Linsenkern die Grundlage für die Linse des Erwachsenen abgibt.

Das weitere Linsenwachsthum ist ein appositionelles. Um den zuerst entstandenen Kern lagern sich neue Linsenfasern herum, die zur Oberfläche des Organs parallel angeordnet und zu Blättern verbunden sind. Diese liegen in Schichten über einander und lassen sich an macerirten Linsen wie die Schalen einer Zwiebel ablösen. Alle Fasern (Fig. 313 *lf'*, *lf''*) reichen von der vorderen bis zu der hinteren Fläche und treffen an ihnen mit ihren vorderen und hinteren Enden in regelmässigen Linien zusammen, welche beim Embryo und beim Neugeborenen zwei dreistrahlige Figuren, die sogenannten Linsensterne (Fig. 313 *vst* u. *hst*) darstellen. Diese zeigen die Eigenthümlichkeit, dass ihre Strahlen an der vorderen und an der hinteren Linsenfläche alternirend gestellt sind, der Art, dass die drei Strahlen des einen Sterns die Zwischenräume der drei Strahlen des anderen Sterns halbiren.

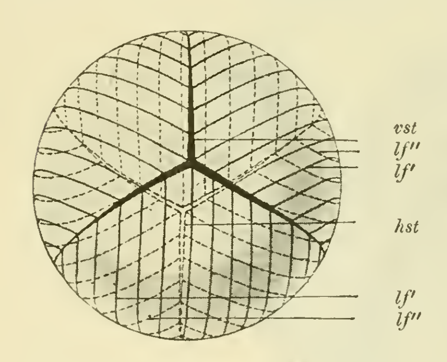


Fig. 313. **Schema zur Anordnung der Linsenfasern.**
Man sieht die entgegengesetzte Lage des vorderen (*vst*) und des hinteren Linsensternes (*hst*). *lf'* Verlauf der Linsenfasern an der vorderen Linsenfläche und Ende am vorderen Linsenstern. *lf''* Fortsetzung derselben Fasern zum hinteren Linsenstern an der hinteren Fläche.

Beim Erwachsenen wird die Figur eine complicirtere, indem an jedem der drei Hauptstrahlen noch seitliche Strahlen entstehen.

Wie sind die neu aufgelagerten Fasern entstanden? In letzter Instanz ist ihr Ursprung auf das an der vorderen Fläche des Organs gelegene Linsenepithel zurückzuführen. In diesem kann man auch in späteren Zeiten nicht selten Kerntheilungsfiguren beobachten. Die aus der Theilung hervorgehenden Zellen dienen zum Ersatz der Zellen, welche zu Linsenfasern anwachsen und sich auf die schon gebildeten Schichten neu auflagern. Die Neubildung findet nur am Linsenäquator (Fig. 312) in der schon oben beschriebenen Uebergangszone (*l'*) statt, in welcher beim Erwachsenen sowohl wie beim Neugeborenen die cubischen

Epithelzellen allmählich in cylindrische und faserige Elemente übergehen, wovon man sich an jedem richtig geführten Durchschnitt überzeugen kann.

Beim Erwachsenen bestehen bekanntlich keine besonderen Ernährungsvorrichtungen für die Linse, welche sich nach erlangter Grösse nur wenig verändert und jedenfalls einen nur geringen Stoffwechsel besitzt. Anders liegt die Sache beim Embryo. Hier macht das lebhaftere Wachsthum auch einen besonderen Ernährungsapparat nothwendig. Derselbe ist bei den Säugethieren in der Gefässhaut der Linse (Tunica vasculosa lentis) gegeben (Fig. 311 u. Fig. 312 *tv*). Darunter versteht man eine mit Blutgefässnetzen reichlich versehene Bindegewebsmembran, welche, nach aussen von der Linsenkapsel gelegen, sie allseitig einschliesst. Beim Menschen ist sie im zweiten Monat der Entwicklung bereits deutlich vorhanden. Ihre Gefässe stammen von den Glaskörpergefässen ab. Sie sind daher an der hinteren Wand stärkere Stämmchen. Diese biegen sich, in zahlreichere, feinere Zweige aufgelöst, um den Linsenäquator herum und verlaufen nach der Mitte der vorderen Fläche, wo sie mit Endschlingen umbiegen und auch Verbindungen mit Gefässen der mittleren Augenhaut eingehen (Fig. 312 *x*).

Einzelne Theile der Ernährungshaut der Linse haben, weil sie zu verschiedenen Zeiten von verschiedenen Forschern entdeckt worden sind, besondere Namen erhalten, wie Membrana pupillaris, Membrana capsulopupillaris, Membrana capsularis. Am frühesten ist die Membrana pupillaris beobachtet worden, der Theil der Gefässhaut, welcher hinter dem Sehloch auf der vorderen Fläche der Linse gelegen ist. Man hat ihn deshalb am leichtesten gefunden, weil er zuweilen auch noch beim Neugeborenen als eine feine, das Sehloch verschliessende Haut bestehen bleibt und die Atresia pupillae congenita hervorruft. Später fand man dann, dass die Membrana pupillaris sich noch seitwärts vom Sehloch auch auf die vordere Fläche der Linse fortsetzt, und nannte diesen Theil Membrana capsulo-pupillaris. Zuletzt hat man auch die Ausbreitung der Blutgefässe an der hinteren Wand der Linse entdeckt: die Membrana capsularis. Es ist überflüssig, alle diese Namen beizubehalten, und am zweckmässigsten, wenn man nur von einer Ernährungshaut der Linse oder einer Membrana vasculosa lentis spricht.

Ihre grösste Ausbildung erreicht die Gefässhaut im siebenten Monat, von welcher Zeit an sie sich zurückzubilden beginnt. Gewöhnlich ist sie vor der Geburt vollständig verschwunden, nur in Ausnahmefällen bleiben einige Theile bestehen. Gegen Ende des embryonalen Lebens hat übrigens auch die Linse selbst ihr Hauptwachsthum beendet. Denn nach Wägungen, die vom Anatomen Huschke angestellt worden sind, hat sie beim Neugeborenen ein Gewicht von 123 mg, beim Erwachsenen von 190 mg, so dass die gesammte Zunahme, die das Organ während des Lebens erfährt, nur 67 mg beträgt.

b) Die Entwicklung des Glaskörpers.

Die Frage nach der Entwicklung der Blutgefässhaut der Linse führt uns zum Glaskörper über. Wie oben erwähnt wurde, wächst vom embryonalen Bindegewebe her ein Fortsatz mit einer Blutgefässschlinge von unten her in die primäre Augenblase und ihren Stiel hinein (Fig. 310). Die Blutgefässschlinge beginnt dann neue Seitenäste zu treiben, ebenso nimmt die anfänglich nur in geringer Menge vorhandene, bindegewebige

Grundsubstanz bedeutend zu und zeichnet sich dabei durch ihre ausserordentlich geringe Consistenz und ihren grossen Wasserreichthum aus (Fig. 311 u. 312 *g*). In ihr finden sich auch hier und da einzelne sternförmige Bindegewebszellen; diese verschwinden aber später und lassen an ihre Stelle Wanderzellen (Leukocyten) treten, von denen man annimmt, dass sie eingewanderte, weisse Blutkörperchen sind.

Ueber die Natur und Entwicklung des Glaskörpers stehen sich zwei verschiedene Ansichten gegenüber. Nach Kessler haben wir es nicht mit einer echten Bindesubstanz, sondern mit einem Transsudat, mit einer Flüssigkeit, die von den Blutgefässschlingen ausgeschieden worden ist, zu thun; die Zellen sind von Anfang an nichts Anderes als eingewanderte, weisse Blutkörperchen. Kölliker, Schwalbe und andere Forscher betrachten dagegen den Glaskörper als eine echte Bindesubstanz. Nach der Definition von Schwalbe, welcher ich mich anschliesse, besteht er aus einem ausserordentlich wasserreichen Bindegewebe, dessen fixe Zellen frühzeitig zu Grunde gegangen sind, dessen stark mit Wasser infiltrirte, interfibrilläre Substanz aber von Wanderzellen durchzogen wird. Nach aussen wird der Glaskörper später noch von einer structurlosen Haut, der Membrana hyaloidea umgeben, welche von einigen Forschern zur Netzhaut hinzugerechnet wird, was nach Untersuchungen von Schwalbe nicht statthaft ist.

Der beim Erwachsenen ganz blutgefässleere Glaskörper ist beim Embryo mit Blutgefässen reichlich versehen. Dieselben stammen von der Arteria centralis retinae ab, dem in der Achse des Sehnerven verlaufenden Aste der Arteria ophthalmica.

Die Arteria centralis retinae verlängert sich von der Papille des Sehnerven an in einen Ast, welcher als Arteria hyaloidea bezeichnet wird. Dieser verläuft, in mehrere Zweige aufgelöst, nach vorn durch den Glaskörper zu der hinteren Fläche der Linse, wo sich seine zahlreichen Endäste in der Tunica vasculosa ausbreiten und am Aequator auf die vordere Linsenfläche übergehen. In dem letzten Monat des Embryonallebens bilden sich auch die Gefässe des Glaskörpers mit der Ernährungshaut der Linse zurück; sie schwinden vollständig bis auf ein Rudiment des Hauptstammes, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn zur hinteren Fläche der Linse verläuft und bei der Rückbildung sich in einen mit Flüssigkeit erfüllten Hohlcanal, den Canalis hyaloideus, umwandelt.

c) Die Entwicklung des secundären Augenbechers und der Augenhäute.

Der Augenbecher bildet sich gleichzeitig mit der ihn umhüllenden Mesenchymschicht, welche die mittlere und die äussere Augenhaut liefert, weiter um, so dass eine gemeinsame Besprechung beider geboten erscheint. Ich gehe dabei von dem in Figur 311 und 314 dargestellten Stadium aus. Auf demselben besitzt der Augenbecher noch eine weite Oeffnung, mit welcher er die Linse (*le*) umfasst. Diese wird vom Hornblatt entweder nur durch eine ausserordentlich dünne Mesenchymschicht, wie bei den Säugethieren, getrennt (Fig. 311), oder sie grenzt wie beim Hühnchen mit ihrer vorderen Fläche unmittelbar an das Hornblatt an (Fig. 314). Es fehlt daher Anfangs zwischen Linse und Hornblatt eine besondere Anlage für die Hornhaut, es fehlt auch die Augenkammer und die Iris.

Die **Anlage der Hornhaut** stammt vom Mesenchym der Umgebung ab, welches als ein sehr zellenreiches Gewebe den Augapfel einhüllt. Beim Hühnchen (Fig. 314) wächst es schon am vierten Tage in dünner Schicht (*bi*) zwischen Hornblatt und vordere Linsenfläche hinein. Zuerst erscheint eine **structurlose Schicht**, dann wandern vom Rande her zahlreiche Mesenchymzellen in sie hinein und werden zu den Hornhautkörperchen. Diese scheiden die Hornhautfasern aus in derselben Weise wie die embryonalen Bindegewebszellen die Bindegewebsfasern, während die structurlose Schicht theils die Kittsubstanz zwischen ihnen liefert, theils sich an der vorderen und hinteren Wand in dünner Lage frei von Zellen erhält und unter chemischer Metamorphose zur Membrana elastica anterior und zur DESCEMET'schen Membran wird.

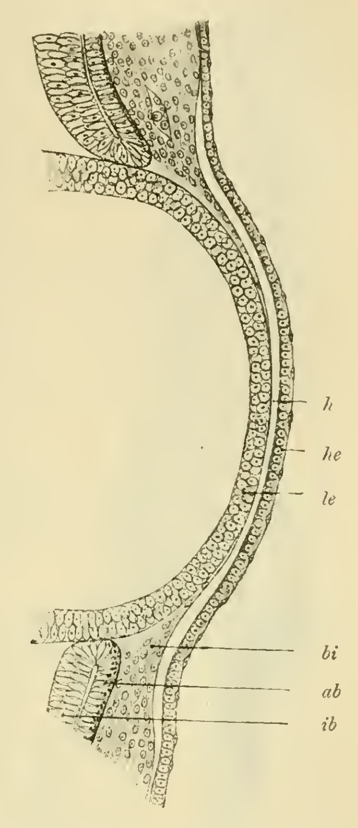


Fig. 314. **Durchschnitt durch den vorderen Abschnitt der Augenanlage eines Hühnerembryo am fünften Tage der Bebrütung.** Nach KESSLER.
he Hornhautepithel. *le* Linsenepithel. *h* structurlose Schicht der Hornhautanlage. *bi* embryonale Bindesubstanz, welche den Augenbecher einhüllt und zwischen Linsenepithel (*le*) und Hornhautepithel (*he*) eindringend, die Anlage der Hornhaut liefert. *ab* äusseres, *ib* inneres Blatt des secundären Augenbechers.

Das innere Endothel der Hornhaut kommt beim Hühnchen ausserordentlich früh zur Entwicklung. Denn sowie die oben erwähnte, structurlose Schicht (Fig. 314 *h*) eine gewisse Dicke erreicht hat, breiten sich an ihrer inneren Fläche vom Rand her Mesenchymzellen aus und ordnen sich zu einem einschichtigen, dünnen Zellhäutchen an. Hiermit ist auch die Einleitung zur **Bildung der vorderen Augenkammer** gegeben. Denn es hebt sich jetzt die dünne Hornhautanlage, welche zuerst noch der vorderen Linsenfläche unmittelbar auflag, von dieser etwas ab und wird durch einen mit Flüssigkeit (Humor aqueus) gefüllten Spaltraum getrennt, der am frühzeitigsten am Rande des secundären Augenbechers bemerkbar wird und von hier sich nach dem vorderen Pol der Linse ausbreitet. Eine bedeutendere Grösse und ihre definitive Form gewinnt die Augenkammer aber erst durch die Entwicklung der Iris.

Ueber die Entstehung der structurlosen Schicht, die beim Hühnchen als erste Anlage der Hornhaut beschrieben wird, herrschen zwei entgegengesetzte Ansichten. Nach KESSLER ist sie ein Abscheidungsproduct des Hornblatts, während die Hornhautkörperchen vom Mesenchym einwandern. Nach ihm ist daher die Cornea aus zwei ganz verschiedenen Anlagen zusammengesetzt. Nach KÖLLIKER dagegen entwickelt sie sich in allen ihren Theilen aus dem Mesenchym und eilt nur die homogene Grundsubstanz in ihrem Wachsthum und ihrer Ausbreitung den Zellen voraus.

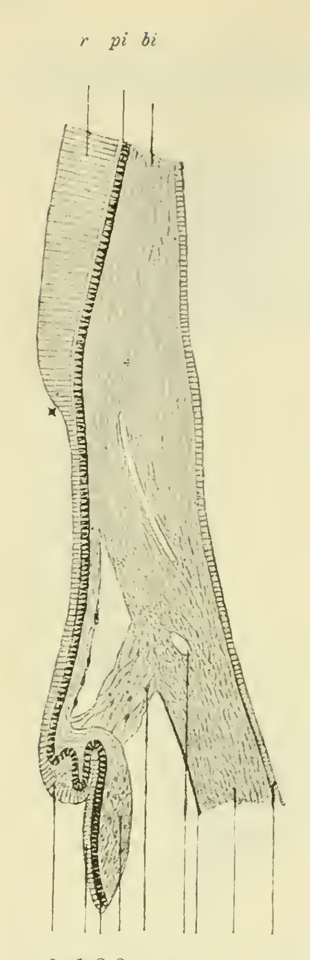


Fig. 315. **Durchschnitt durch den Randtheil des Augenbechers von einem Embryo der Singdrossel (Turdus musicus).** Nach Kessler.

r Retina. *pi* Pigmentepithel der Retina (äussere Lamelle des Augenbechers). *bi* bindegewebige Umhüllung des Augenbechers (Chorioidea und Sclera). * Ora serrata (Grenze zwischen Randzone und Grund des Augenbechers). *ck* Ciliarkörper. 1. 2. 3. Iris. 1. u. 2. äussere und innere Lamelle der Pars iridis retinae. 3. Bindegewebsplatte der Iris. *lp* Ligamentum pectinatum iridis. *sch* Schlemm'scher Canal. *D* Descemet'sche Membran. *h* Hornhaut. *he* Hornhautepithel.

Bei den Säugethieren (Fig. 311) liegen die Verhältnisse ein wenig anders als beim Hühnchen; denn sowie sich bei ihnen das Linsensäckchen ganz abgeschnürt hat, wird es schon von einer dünnen Mesenchymschicht (*h*) mit spärlichen Zellen umhüllt und vom Hornblatt getrennt. Die dünne Schicht verdickt sich rasch, indem Zellen aus der Umgebung in sie einwandern. Dann sondert sie sich (Fig. 312) in zwei Lagen, in die Pupillarhaut (*tv*) und in die Anlage der Hornhaut (*h*). Erstere ist eine dünne, der vorderen Linsenfläche aufliegende, mit Blutgefässen reichlich versehene Membran, deren Gefässnetz einerseits nach hinten mit den Glaskörpergefässen zusammenhängt und mit ihnen zusammen die Tunica vasculosa lentis herstellt, andererseits am Rande des Augenbechers mit dem Gefässnetz desselben anastomosirt. Von der Pupillarhaut grenzt sich die Anlage der Hornhaut erst von der Zeit an schärfer ab, wo sich zwischen beiden die Augenkammer (*k*) als ein schmaler Spaltraum ausbildet, welcher mit dem Auftreten der Iris allmählich an Ausdehnung gewinnt.

Während dieser Vorgänge hat auch der Augenbecher selbst seine Beschaffenheit verändert. Seine äussere und seine innere Lamelle werden immer verschiedenartiger von einander. Die erstere (Fig. 311 u. 312 *pi*) bleibt dünn und stellt eine einfache Lage cubischer Epithelzellen dar. In diesen lagern sich schwarze Pigmentkörnchen in immer reicherem Maasse ab, bis schliesslich die ganze Lamelle auf dem Durchschnitt als ein schwarzer Streifen erscheint. Die innere Schicht (*r*) dagegen bleibt mit Ausnahme eines Theils der Randzone ganz frei von Pigment; sie verdickt sich bedeutend, indem die Zellen, wie in der Wand der Hirnblasen, mehrfach über einander liegen, sich strecken und spindelige Form annehmen.

Ferner treten Bechergrund und Becherrand in einen Gegensatz zu einander und eilen verschiedenen Bestimmungen entgegen, indem der eine sich zur Netzhaut umwandelt, der andere in hervorragendem Maasse an der Bildung des Ciliarkörpers und der Iris betheiligt ist.

Der Becherrand (Fig. 312 *rz*, Fig. 315* u. Fig. 316) verdünnt sich stark, indem sich an seinem inneren Blatt die Zellen in einfacher Schicht anordnen, eine Zeit lang

noch cylindrisch sind, dann eine cubische Form annehmen. Mit seiner Verdünnung geht aber gleichzeitig eine Ausdehnung in der Fläche Hand in Hand. In Folge dessen wächst jetzt der Rand des Bechers in die Augenkammer zwischen Hornhaut und vordere Linsenfläche hinein, bis er nahezu die Mitte derselben erreicht hat. Er umgrenzt dann schliesslich nur noch eine enge Oeffnung, die in die Höhle des Augenbechers hineinführt, das Sehloch oder die Pupille. Von dem Randbezirk des Bechers leitet sich, wie Kessler zuerst gezeigt hat, die Pigmentschicht der Iris her (Fig. 315 [1] u. [2]). Wie in der äusseren Epithellamelle, lagern sich jetzt auch Pigmentkörnchen in der inneren Lamelle ab, so dass schliesslich beide nicht mehr als getrennte Lagen zu unterscheiden sind.

Mit der Flächenausbreitung der beiden Epithellamellen hält die ihnen von aussen anliegende Mesenchymschicht gleichen Schritt. Sie verdickt sich und liefert das mit glatten Muskelzellen und Gefässen reich versehene Stroma der Iris (Fig. 315 [3]). Dieses geht bei Säugethieren (Fig. 312 *x*) eine Zeit lang in die Tunica vasculosa lentis (*tv*) über, in Folge dessen das Sehloch bei den Embryonen durch eine feine, blutgefässführende Bindegewebshaut verschlossen ist, wie schon früher erwähnt wurde.

Eine interessante Veränderung erfährt der an die Pigmentschicht der Iris angrenzende und den Aequator der Linse umgebende Theil des Augenbechers, der ebenfalls noch mit zur verdünnten Randzone hinzugehört (Fig. 315 *ck*). Er bildet sich gemeinsam mit der angrenzenden

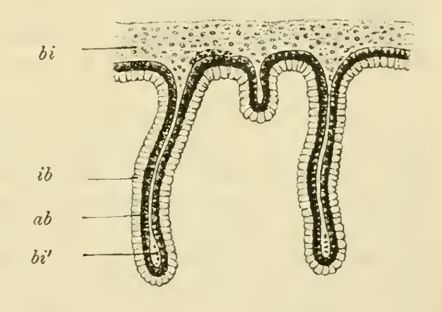


Fig. 316. **Querschnitt durch den Ciliartheil des Auges von einem Kaninchenembryo von 10 cm Länge.** Nach Kessler.

Man sieht drei durch Einfaltung des Augenbechers entstandene Ciliarfortsätze (Processus ciliares). *bi* bindegewebiger Theil des Ciliarkörpers. *ib* inneres Blatt. *ab* äusseres pigmentirtes Blatt des Augenbechers. *bi'* Bindegewebsblatt, das in die Epithelfalte eingedrungen ist.

Bindegewebsschicht zu dem Ciliarkörper des Auges um. Der Process beginnt beim Hühnchen am 9. oder 10. Tage der Bebrütung (Kessler), beim Menschen am Ende des 2. oder Anfang des 3. Monats (Kölliker). Die verdünnte, epitheliale Doppellamelle des Bechers legt sich in Folge eines besonders intensiven Flächenwachsthums in zahlreiche kurze Falten, die, parallel zu einander gestellt, in radiärer Richtung den Linsenäquator umgeben. Am Wucherungsprocess bleibt die angrenzende Mesenchymschicht, wie an der Iris, so auch hier nicht unbetheiligt und dringt mit feinen Fortsätzen zwischen die Faltenblätter hinein. Ueber ihre ursprüngliche Form bei Säugethieren giebt ein Querschnitt durch den eingefalteten Theil des Augenbechers von einem 10 cm langen Katzenembryo (Fig. 316) Aufschluss. Er zeigt, dass die einzelnen Falten sehr schmal sind und in ihrem Innern nur eine sehr geringfügige Menge embryonalen Bindegewebes (*bi'*) mit feinen Capillaren einschliessen, dass von den beiden Epithellagen im Unterschied zum Pigmentepithel der Iris nur die äussere (*ab*) pigmentirt ist, während

sich die innere (*ib*) auch später unpigmentirt erhält und aus kurzen, cylindrischen Zellen zusammensetzt.

Später nehmen die Ciliarfortsätze durch Vermehrung des an Blutgefässen sehr reichen Bindegewebsgerüstes an Dicke bedeutend zu und gehen eine festere Verbindung mit der Linsenkapsel durch Ausbildung der Zonula Zinnii ein. Diese entsteht nach den Angaben Kölliker's beim Menschen im vierten Monat durch einen Vorgang, der hier wie bei anderen Säugethieren noch wenig aufgeklärt ist.

Lieberkühn bemerkt von der Zonula, dass sie bei Augen, welche die Hälfte ihrer definitiven Grösse erreicht haben, deutlich wahrnehmbar sei. Nehme man an einem Auge den Glaskörper nebst Linse heraus und entferne darauf die letztere, indem man ihre Kapsel an der Vorderseite eröffne, so erscheine der Rand der Kapsel rings umgeben von Gefässen, welche von der hinteren auf die vordere Fläche übertreten.

An den Stellen, wo die Processusciliares vollständig entfernt sind, sehe man Büschel von feinen Fasern, welche den Thälern zwischen den Ciliarfortsätzen entsprechen und diese ausfüllen, aber auch zwischen diesen Büscheln bemerke man in dünner Lage ebensolche feingestreifte Massen, welche auf den Höhen der Ciliarfortsätze gelegen haben müssen. Ferner gibt Lieberkühn an, dass im Innern dieses gestreiften Gewebes zahlreiche Zellenkörper liegen von dem Aussehen, wie sie sonst im embryonalen Glaskörper späterer Zeit vorkommen.

Angelucci lässt die Zonula aus dem vorderen Theil des Glaskörpers entstehen; er findet denselben zur Zeit, wo Iris und Ciliarfortsätze sich entwickeln, von feinen Fasern durchzogen, welche von der Ora serrata bis zum Rande der Linse verlaufen. Zwischen den Fasern beschreibt er spärliche Wanderzellen, welche jedoch an ihrer Bildung keinen Antheil haben sollen.

Der Grund des Bechers (Fig. 311, 312, 315) liefert den wichtigsten Theil des Auges, die Netzhaut. Seine innere Lamelle (*r*) verdickt sich in sehr hohem Grade und gewinnt, indem ihre Zellen zu langen Spindeln werden und sich in mehreren Lagen in einander schieben, ein ähnliches Aussehen, wie die embryonale Hirnwand. Gegen den angrenzenden, verdünnten Theil des Augenbechers, welcher die Ciliarfalten bildet, setzt sie sich später mit einer gezackten Linie, der Ora serrata, ab (in Fig. 315 an der mit einem Kreuz bezeichneten Stelle). Frühzeitig gewinnt sie auch an ihren beiden Flächen eine schärfere Begrenzung durch Ausscheidung zweier feiner Häutchen: gegen die Anlage des Glaskörpers zu grenzt sie sich durch die Membrana limitans interna, gegen die äussere Lamelle, die zum Pigmentepithel wird, durch die Membrana limitans externa ab.

Im Fortgang der Entwicklung differenziren sich ihre gleichartigen Zellen in sehr verschiedener Weise, wodurch die bekannten, von Max Schultze unterschiedenen Schichten zu Stande kommen. Auf die Einzelheiten dieses histologischen Differenzirungsprocesses sei hier nicht näher eingegangen, dagegen noch einiger Punkte von allgemeiner Bedeutung gedacht.

Wie Wilhelm Müller in seiner Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere klar aus einander gesetzt hat, erfolgt die Entwicklung der ursprünglich gleichartigen Epithelzellen der Netzhaut bei allen Wirbelthieren nach zwei Hauptrichtungen: ein Theil wird zu Sinnesepithelien und zu den specifischen Gebilden des centralen

Nervensystems, zu Ganglienzellen und Nervenfasern, ein anderer Theil wandelt sich zu stützenden und isolirenden Elementen um, zu den Müller'schen Radialfasern und den granulirten Schichten, welche man als epitheliales Stützgewebe (Fulcrum) zusammenfassen kann. Zu den Abkömmlingen des Epithels gesellen sich endlich noch bindegewebige Elemente hinzu, die in gleicher Weise, wie am centralen Nervensystem, aus dem Bindegewebe der Umgebung in die epitheliale Lage zum Zweck ihrer besseren Ernährung hineinwachsen. Es sind Aeste der Arteria centralis retinae mit ihren ausserordentlich dünnen, bindegewebigen Gefässscheiden. Eine Ausnahme machen nur die Petromyzonten, deren Retina frei von Gefässen bleibt. Bei allen übrigen Wirbelthieren breiten sich die Gefässe nur in den inneren Schichten der Netzhaut aus, lassen dagegen die Schichten der äusseren Körner und der Stäbchen und Zapfen frei; die zuletzt aufgeführten Schichten hat man auch als Sinnesepithel den übrigen mit Ganglienzellen und Nervenfasern versehenen Abschnitten, dem Gehirntheil der Netzhaut, entgegengestellt.

Unter allen Theilen der Netzhaut entwickelt sich am spätesten die so bemerkenswerthe Stäbchen- und Zapfenschicht. Nach den Untersuchungen von Kölliker, Babuchin, Max Schultze und W. Müller entsteht sie als ein Bildungsproduct der äusseren Körnerschicht, welche man, wie gesagt, als das eigentliche, aus feinen, spindeligen Elementen zusammengesetzte Sinnesepithel des Auges auffasst. Beim Hühnchen macht sich die Entwicklung der Stäbchen und Zapfen am zehnten Tage der Bebrütung bemerkbar. Wie Max Schultze von blindgeborenen Jungen von Katze und Kaninchen angiebt, ist ihre Anlage erst in den ersten Tagen nach der Geburt nachzuweisen: bei anderen Säugethieren und beim Menschen erfolgt sie dagegen vor der Geburt.

Solange Stäbchen und Zapfen noch nicht vorhanden sind, ist bei allen Wirbelthieren das innere Blatt des Augenbechers gegen das äussere durch einen vollkommen glatten Contour abgegrenzt, der von der Membrana limitans externa herrührt. Dann erscheinen auf dieser zahlreiche, kleine, glänzende Höcker, die von den peripheren Enden der äusseren Körner oder der Sehzellen ausgeschieden worden sind. Die Höcker, welche aus einer protoplasmatischen Substanz bestehen und sich in Carmin roth färben, strecken sich mehr in die Länge und erhalten die Form des Innengliedes. Zuletzt setzen sie an ihrer Oberfläche noch das Aussenglied an, welches Max Schultze und W. Müller wegen seiner lamellösen Structur einer Cuticularbildung vergleichen.

Indem die Stäbchen und Zapfen der Sehzellen in dieser Weise über die Membrana limitans externa hervorwachsen, dringen sie in die dicht anliegende, äussere Lamelle des Augenbechers hinein, welche zum Pigmentepithel der Retina (Fig. 315 *pi*) wird; sie kommen mit ihren Aussengliedern in kleine Nischen der grossen, hexagonalen Pigmentzellen zu liegen, so dass die einzelnen Elemente ringsum durch pigmentirte Scheidewände von einander isolirt werden.

Noch einige Worte über die bindegewebige Umhüllung, die dem Grunde des Augenbechers zugetheilt ist. Dieselbe gewinnt hier ebenso wie am Ciliarkörper und an der Iris ein besonderes, für diesen Abschnitt charakteristisches Gepräge. Sie sondert sich in Gefäss- und Faserhaut, die beim Menschen in der sechsten Woche (Kölliker) unterscheidbar werden. Die erstere zeichnet sich früh durch ihren Gefässreichthum aus und entwickelt nach dem Augenbecher zu eine besondere, mit engen

Maschen capillarer Gefässe ausgestattete Schicht, die Choriocapillaris, die zur Ernährung der Pigment-, Stäbchen- und Zapfenschicht des Auges dient, da diese eigener Blutgefässe entbehren. Eine weitere Verschiedenheit im Vergleich zum Ciliarkörper besteht noch darin, dass am Grunde des Augenbechers die Aderhaut von den angrenzenden Häuten des Auges leicht trennbar ist, während am Ciliarkörper zwischen allen ein fester Zusammenhang stattfindet.

Wenn wir jetzt noch auf die zuletzt besprochenen Entwicklungsprocesse einen Rückblick werfen, so wird uns aus der kurzen Skizze das Eine klar hervortreten, dass für die Entstehung der einzelnen Augenabschnitte die Formveränderungen des secundären Augenbechers von hervorragender Bedeutung sind. Durch verschiedenartige Wachsthumsprocesse, die im vierten Capitel eine allgemeine Besprechung gefunden haben, sondern sich an ihm drei verschiedene Abschnitte. Durch Wachsthum in die Dicke und verschiedenartige Differenzirung der mehrfachen Zellenlagen wird die Netzhaut, dagegen durch Ausdehnung in die Fläche ein vorderer, verdünnter Theil gebildet, welcher das Sehloch umgrenzt und durch Faltenbildung in der Umgebung der Linse eine neue Sonderung in zwei Abschnitte eingeht. Aus dem eingefalteten, an der Ora serrata von der Netzhaut sich abgrenzenden Abschnitt entwickelt sich der innere Epithelüberzug des Ciliarkörpers, aus dem glatt bleibenden, verdünnten, das Sehloch umgebenden Abschnitt das Pigmentepithel (Uvea) der Iris. An dem secundären Augenbecher hat man mithin jetzt drei Bezirke als Retina-, Ciliar- und Iristheil zu unterscheiden. Jedem Bezirk passt sich das angrenzende Bindegewebe und namentlich der Theil, der zur mittleren Augenhaut wird, in eigenartiger Weise an und liefert hier die Bindegewebsplatte der Iris mit ihrer glatten Musculatur, dort das Bindegewebsgerüst des Ciliarkörpers mit dem Ciliarmuskel, dort die blutgefässreiche Chorioidea mit der Choriocapillaris und Lamina fusca.

Am Augenbecher war bei seiner Entwicklung eine Spalte an seiner unteren Wand entstanden (Fig. 310 *aus*). Sie bezeichnete die Stelle, an welcher die Anlage des Glaskörpers in das Innere hineingewachsen war. Was ist das schliessliche Schicksal dieser Spalte, welche in der Literatur meist als Chorioidealspalte aufgeführt wird?

Die Spalte ist eine Zeit lang leicht kenntlich, wenn sich in der äusseren Lamelle des Augenbechers Pigment abgelagert hat. Dann nämlich erscheint sie an der unteren, inneren Seite des Augapfels als ein heller, unpigmentirter Streifen, welcher von der Eintrittsstelle des Sehnerven nach vorn bis zum Pupillarrande reicht.

Aus dieser Erscheinung erklärt sich auch der Name Chorioidealspalte. Er stammt noch aus einer Zeit, wo man die Entstehung des Augenbechers nicht genau kannte und wo man das Pigmentepithel noch zur Chorioidea hinzurechnete. In dem Mangel des Pigments längs eines hellen Streifens an der unteren Seite des Augapfels erblickte man daher einen Defect der Chorioidea, eine Chorioidealspalte.

Später geht der helle Streifen verloren. Die Augenspalte schliesst sich, indem ihre Ränder verwachsen und in der Naht sich Pigment ablagert. Beim Hühnchen geschieht dies am neunten Tage, beim Menschen in der sechsten bis siebenten Woche.

Noch in einer anderen Beziehung ist der Augenspalt bemerkenswerth.

Bei vielen Wirbelthieren (Fischen, Reptilien, Vögeln) wächst durch den Spalt, ehe er sich schliesst, ein mit Blutgefässen reich versehener Fortsatz der Aderhaut in den Glaskörper hinein und bildet hier eine vom Sehnerv zur Linse verlaufende, lamellenartige Hervorragung. Bei den Vögeln hat er den Namen Kamm (Pecten) erhalten, da er sich in zahlreiche, parallel gestellte Leisten einfaltet. Er besteht fast nur aus Gefässwandungen, welche von einer geringen Menge eines schwarz pigmentirten Bindegewebes zusammengehalten werden.

Bei den Säugethieren fehlt eine derartige Einwucherung in den Glaskörper. Der Verschluss der Chorioidealspalte geschieht frühzeitig und vollständig.

Zuweilen wird beim Menschen der normale Entwicklungsprocess gehemmt, so dass die Ränder der Augenspalte offen bleiben. Dies hat dann meist auch eine mangelhafte Ausbildung der Gefässhaut des Auges an der entsprechenden Stelle zur Folge, ein Zeichen, wie sehr die Entwicklung der bindegewebigen Umhüllung — was schon früher betont wurde — von den Bildungsprocessen der beiden Epithelblätter abhängig ist. Es fehlt daher längs eines vom Sehnerven beginnenden Streifens sowohl das Retina-, als auch das Chorioidealpigment, so dass nach innen die weisse Faserhaut des Auges durchschimmert und bei der Untersuchung mit dem Augenspiegel wahrgenommen werden kann. Wenn der Defect sich ganz bis nach vorn zum Rande der Pupille erstreckt, kommt es zu einer Spaltbildung in der Iris, welche bei äusserlicher Besichtigung des Auges leicht auffällt. Die beiden Hemmungsbildungen werden als Chorioideal- und Irisspalte (Coloboma chorioideae und Coloboma iridis) von einander unterschieden.

d) Die Entwicklung des Sehnerven.

Dadurch, dass die primäre Augenblase durch die Anlage des Glaskörpers von unten her eingestülpt worden ist, steht der Augenblasenstiel (Fig. 317), der die Verbindung mit dem Zwischenhirn vermittelt, mit beiden Blättern des Bechers in directem Zusammenhang.

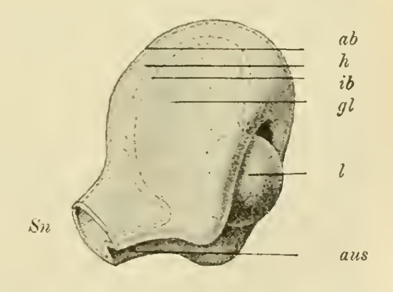


Fig. 317. **Plastische Darstellung des Augenbechers mit Linse und Glaskörper.** *ab* äussere Wand des Bechers. *ib* innere Wand desselben. *h* Hohlraum zwischen beiden Wänden, welcher später ganz verschwindet. *Sn* Anlage des Sehnerven. (Augenblasenstiel mit Rinnenbildung an seiner unteren Fläche.) *aus* Augenspalte. *gl* Glaskörper. *l* Linse.

In das äussere Blatt oder das Pigmentepithel der Retina geht seine dorsale Wand über, in das innere Blatt, welches zur Netzhaut wird, verlängert sich seine ventrale Wand. So hat die Entwicklung einer unteren Augenspalte, abgesehen von der Anlage des Glaskörpers, auch noch eine Bedeutung dafür, dass Retina und Sehnerv in directer Verbindung bleiben. Denn wenn wir uns die Augenblase allein an ihrer vorderen Fläche durch die Linse eingestülpt denken, so würde die Wandung des Sehnerven

sich nur in das äussere, nicht eingestülpte Blatt fortsetzen, dagegen mit der Retina selbst oder dem eingestülpten Theil ohne directen Zusammenhang sein.

Ursprünglich stellt der Sehnerv eine Röhre mit enger Höhlung dar, welche den Hohlraum der Augenblase mit dem dritten Ventrikel verbindet (Fig. 309 *A*). Allmählich geht er in einen soliden Strang über. Bei den meisten Wirbelthieren geschieht dies einfach in der Weise, dass die Wandungen des Stiels durch Wucherung der Zellen sich verdicken, bis der Hohlraum zum Schwund gebracht ist. Bei den Säugethieren wird in dieser Art nur der grössere, an das Gehirn grenzende Abschnitt umgeändert, der kleinere, an die Augenblase sich ansetzende Theil dagegen wird eingestülpt, indem sich die Augenspalte noch eine Strecke weit nach rückwärts verlängert und die ventrale gegen die dorsale Wand eindrückt. Hier nimmt demnach der Sehnerv die Form einer Rinne an, in welche sich ein bindegewebiger Strang einbettet mit einem Blutgefäss, das zur Arteria centralis retinae wird. Das Gefäss wird später durch Verwachsung der Rinnenränder ganz in das Innere aufgenommen.

Eine Zeit lang besteht der Sehnerv einzig und allein aus spindeligen, geschichteten, radiär gestellten Zellen und gleicht in seinem feineren Aufbau der Wandung des Gehirns und der Augenblase. Ueber seine weiteren Umwandlungen und vor allen Dingen über die Entstehung der Nervenfasern in ihm weichen die Ansichten aus einander: es machen sich hier ähnliche Verschiedenheiten wie über die Entstehung der peripheren Nervenfasern geltend. Drei verschiedene Theorieen sind hierüber aufgestellt worden.

Nach der älteren Ansicht, die auch von Lieberkühn getheilt wird, entwickeln sich die Sehnervenfasern in loco durch Auswachsen der spindeligen Zellen. Nach His, Kölliker und W. Müller dagegen wird von der Wand des Augenblasenstiels nur ein Stützgewebe geliefert, während die Nervenfasern von aussen hineinwachsen, sei es vom Gehirn nach der Netzhaut oder in umgekehrter Richtung (Müller, Keibel, Froriep). Der Stiel der Augenblase würde nach dieser Ansicht für die Nervenfasern gewissermaassen nur ein Leitgebilde darstellen, würde ihnen nur den Weg für ihr Wachsthum vorzeichnen. Wenn das Einwachsen erfolgt ist, sind die Stützzellen, wie Kölliker beschreibt, im Innern in radiärer Richtung angeordnet und so unter einander verbunden, dass sie ein zartes Fachwerk mit längs verlaufenden Lücken bilden. In diesen stecken die kleinen Bündel feinster, kernloser Nervenfasern und zahlreiche, in Längsreihen angeordnete Zellen, die ebenfalls noch zum epithelialen Stützgewebe gehören und das Gerüstwerk vervollständigen helfen.

Nach aussen wird der embryonale Sehnerv von einer Bindegewebshülle umgeben, die sich wie am Gehirn und secundären Augenbecher in eine innere, weichere, blutgefässreiche und in eine äussere, derbfaserige Schicht sondert. Die erstere oder die Pialscheide verbindet die weiche Hirnhaut und die Aderhaut des Auges, die letztere oder die Duralscheide ist eine Fortsetzung der Dura mater und geht am Augapfel in die Sclera über. Später gewinnt der Sehnerv eine noch complicirtere Structur dadurch, dass die Pialscheide mit gefässhaltigen Fortsätzen in das Innere hineinwächst und die Nervenbündel und die ihnen zugetheilten, epithelialen Stützzellen mit bindegewebigen Umhüllungen versorgt.

Wie hervorgehoben wurde, war die Richtung, in welcher die Sehnervenfasern in den Augenblasenstiel hineinwachsen sollen, lange Zeit strittig. His, welchem sich Kölliker und Falchi anschlossen, liess die Nerven aus Ganglienzellen des Gehirns (Thalamus, Vierhügel) hervorwachsen und sich erst secundär in der Netzhaut ausbreiten: er stützte sich einerseits auf die Uebereinstimmung, die hierin mit der Entwicklung der übrigen peripheren Nerven besteht, andererseits auf den Umstand, dass die Nervenfasern zuerst in der Nähe des Gehirns erkennbar werden.

W. Müller dagegen liess das Hervorwachsen in entgegengesetzter Richtung geschehen, er liess die Sehnervenfasern als Ausläufer der in der Netzhaut gelegenen Ganglienzellen entstehen und mit dem centralen Endapparat erst secundär in Verbindung treten. In seiner Meinung wurde er durch Befunde bei Petromyzon bestärkt, welches er als eines der werthvollsten Objecte bezeichnet, um die Streitfrage über die Entstehung des Sehnerven zu lösen. Neuerdings hat sich auch His der Ansicht von W. Müller angeschlossen, desgleichen sprechen sich für dieselbe Keibel und Froriep aus, nach deren Untersuchungen sich die Sehnervenfasern von der Retina aus zu differenziren beginnen.

e) Die Entwicklung der Hülfsapparate des Auges.

Mit dem Augapfel treten Hülfsapparate in Verbindung, die in verschiedener Weise zum Schutz der Hornhaut dienen: die Augenlider mit den Meibom'schen Drüsen und den Wimpern, die Thränendrüse und der Thränencanal.

Frühzeitig entwickeln sich das obere und das untere Augenlid, indem die Haut in einiger Entfernung vom Hornhautrande zwei über die Oberfläche hervorragende Falten bildet. Die Falten wachsen von oben und unten über die Hornhaut herüber, bis sie sich mit ihren Rändern berühren, und erzeugen so vor dem Augapfel den durch die Lidspalte geöffneten Conjunctivalsack. Letzterer Name rührt daher, dass das innerste Blatt der Lidfalten, das sich am Fornix auf die vordere Fläche des Augapfels umschlägt, wie eine Schleimhaut beschaffen ist und als Conjunctiva oder Bindehaut des Auges besonders unterschieden wird.

Bei manchen Säugethieren und ebenso beim Menschen kommt es während des embryonalen Lebens zu einem vorübergehenden Verschluss des Conjunctivalsackes. Die Lidränder vereinigen sich in ganzer Ausdehnung und verwachsen mit ihrem Epithelüberzug. Beim Menschen beginnt die Verwachsung im dritten Monat und bildet sich meist kurze Zeit vor der Geburt wieder zurück, welchen Vorgang man als die Lösung der Augenlider bezeichnet. Bei manchen Reptilien aber (Schlangen) wird der Verschluss ein bleibender. Dadurch entsteht bei ihnen noch vor der Hornhaut eine dünne, durchsichtige Haut

Während der Verwachsung der Augenlider entwickeln sich an ihrem Rande beim Menschen die Meibom'schen Drüsen. Die Zellen des Rete Malpighii fangen an zu wuchern und in die mittlere, bindegewebige Platte der Augenlider solide Zapfen zu treiben, die sich etwas später mit seitlichen Knospen bedecken. Eine Höhlung erhalten die Anfangs vollständig soliden Drüsen dadurch, dass die central gelegenen Zellen verfetten und sich auflösen.

Etwa zur Zeit, wo sich die Meibom'schen Drüsen bilden, erfolgt auch die Anlage der Augenwimpern, welche mit der Entwicklung der

gewöhnlichen Haare übereinstimmt und daher bei diesen in einem späteren Capitel besprochen werden wird.

Bei den meisten Wirbelthieren gesellt sich zu dem oberen und dem unteren Augenlid noch ein drittes hinzu, die Nickhaut oder Membrana nictitans, welche sich an der inneren Seite des Auges als eine senkrechte Falte der Bindehaut (Conjunctiva) anlegt. Beim Menschen ist sie nur in verkümmertem Zustand als Plica semilunaris vorhanden. Eine Anzahl kleiner Drüsen, die sich in ihr entwickeln, bedingt ein kleines, röthliches Knötchen (die Caruncula lacrimalis).

Ein weiteres Hülfsorgan des Auges, welches dazu bestimmt ist, den Conjunctivalsack feucht und die vordere Fläche der Hornhaut rein zu erhalten, ist die Thränendrüse. Sie entwickelt sich beim Menschen im dritten Monat durch Sprossenbildung des Epithels des Conjunctivalsacks an der Aussenseite des Auges an der Stelle, wo die Bindehaut des oberen Augenlides in die Bindehaut des Augapfels übergeht. Die Sprossen verzweigen sich vielfach, sind zunächst, wie die MEIBOM'schen Drüsen, solid und höhlen sich nach und nach vom Hauptausführgang nach den feineren Zweigen zu aus.

Um das im Conjunctivalsack sich ansammelnde Secret der verschiedenen Drüsen, vornehmlich aber die Thränenflüssigkeit, zu entfernen, hat sich ein besonderer Thränen-Ausführapparat entwickelt, der von dem inneren Augenwinkel in die Nasenhöhle führt. Ein solcher ist von den Amphibien an in allen Wirbelthierclassen vorhanden und auf seine Entwicklungsgeschichte besonders von BORN in einer Reihe von Arbeiten untersucht worden.

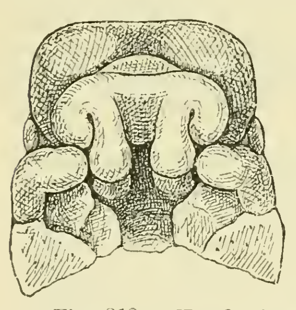


Fig. 318. Kopf eines menschlichen Embryo, von welchem die Unterkieferfortsätze entfernt sind, um die Decke des primitiven Mundraums überblicken zu können.

Bei den Amphibien beginnt er sich erst zu der Zeit anzulegen, wo in der häutigen Nasenkapsel der Verknorpelungsprocess bemerkbar wird. Es geräth dann die Schleimschicht der Epidermis längs einer Linie, die von der Innenseite des Auges direct zur Nasenhöhle führt, in Wucherung und senkt sich als eine solide Leiste in die unterliegende Bindegewebsschicht ein. Dann schnürt sich die Leiste von der Nase bis zum Auge hin ab, erhält nachträglich eine Höhle, wodurch sie zu einem von Epithel ausgekleideten Canal wird, und setzt sich durch eine Oeffnung mit der Nasenhöhle in Verbindung. Nach dem Auge zu theilt sich die Leiste in zwei Röhrchen, die mit dem Conjunctivalsack bei der Abschnürung in Verbindung bleiben und aus ihm die Thränenflüssigkeit aufsaugen.

Bei den Vögeln, den Säugethieren und dem Menschen (Fig. 318) ist die Stelle, an welcher sich der Thränencanal anlegt, schon äusserlich frühzeitig gekennzeichnet durch eine Furche, welche vom inneren Augenwinkel zur Nasenhöhle führt. Durch sie werden zwei Wülste schärfer abgegrenzt, welche als Oberkieferfortsatz und äusserer Nasenfortsatz bei der Bildung des Gesichts eine Rolle spielen, wo sie uns später noch weiter beschäftigen werden. Nach COSTE und KÖLLIKER entsteht nun der Thränencanal in einfacher Weise dadurch, dass sich die Ränder der Thränen-Rinne zusammenlegen und verwachsen.

Diesen älteren Angaben sind Born und Legal, von denen der eine die Reptilien und Vögel, der andere die Säugethiere untersucht hat, entgegengetreten; nach ihnen entsteht in einer ähnlichen Weise wie bei den Amphibien vom Grund der Thränenfurche aus durch Wucherung der Schleimschicht eine Epithelleiste, die sich ablöst und erst ziemlich spät zu einem Canal aushöhlt. Wenn wir uns die Frage vorlegen, wie der Thränencanal in der Stammesgeschichte ursprünglich entstanden sein mag, so werden wir ihn wohl von einer Rinne ableiten müssen, durch welche zuerst Conjunctivalsack und Nasenhöhle in Verbindung getreten sind. Wenn wir daher, wie zum Beispiel bei den Amphibien, den Thränencanal von vorn herein allein als eine solide, von der Epidermis ausgehende Leiste angelegt sehen, so werden wir uns daran zu erinnern haben, wie auch in anderen Fällen ursprünglich rinnenförmige Anlagen, wie die Medullarfurche, unter besonderen Umständen als solide Leisten erscheinen.

Was schliesslich noch die Entwicklung der Thränenröhrchen bei Vögeln und Säugethieren betrifft, so führen Born und Legal das obere Thränenröhrchen auf das Anfangsstück der Epithelleiste zurück und lassen das untere aus dem oberen hervorsprossen. Ewetsky dagegen lässt das Anfangsstück der Epithelleiste am inneren Augenwinkel sich verbreiten und, indem Bindegewebe von unten her einwächst, sich theilen und in die beiden Röhrchen umwandeln, so dass beide von einer gemeinsamen Anlage abstammen.

Zusammenfassung.

1) Die seitlichen Wandungen der primären Vorderhirnblasen stülpen sich zu den Augenblasen aus.

2) Mit dem Theil der primären Vorderhirnblase, der zum Zwischenhirn wird, bleiben die Augenblasen durch einen Stiel, den späteren Sehnerven, verbunden.

3) Die Augenblase wandelt sich in den Augenbecher um, indem ihre laterale und ihre untere Wand durch die Anlage der Linse und des Glaskörpers eingestülpt werden.

4) An der Stelle, wo die primäre Augenblase mit ihrer Seitenwand an das äussere Keimblatt anstösst, verdickt sich dieses, senkt sich zur Linsengrube ein und schnürt sich zum Linsensäckchen ab.

5) An der hinteren Wand des Linsensäckchens wachsen die Zellen zu Linsenfasern aus, an der vorderen Wand werden sie zum Linsenepithel.

6) Die Linsenanlage wird in der Zeit ihres hauptsächlichen Wachsthums von einer gefässhaltigen Kapsel (Tunica vasculosa lentis), die sich dann ganz rückbildet, eingehüllt.

7) Die Membrana capsulo-pupillaris ist der vordere, hinter der Pupille gelegene Theil der Tunica vasculosa lentis.

8) Die Entwicklung des Glaskörpers veranlasst die untere Augenspalte.

9) Der Augenbecher hat doppelte Wandungen; er besteht aus einem äusseren und einem inneren Epithelblatt, die an der Oeffnung des

Bechers, welche die Linse umfasst, und an der unteren Augenspalte in einander übergehen.

10) Zwischen die Linse und das ziemlich dicht anliegende Hornblatt wachsen Mesenchymzellen aus der Umgebung hinein und bilden Hornhaut und Descemet'sche Membran, welche sich durch einen Spaltraum, die vordere Augenkammer, gegen die Tunica vasculosa lentis absetzt.

11) Der Augenbecher sondert sich in einen hinteren Abschnitt, in dessen Bereich sich sein inneres Blatt verdickt und zur Netzhaut wird, und in einen vorderen Abschnitt, der an der Ora serrata beginnt, sich stark verdünnt, sich über die vordere Linsenfläche schiebt und in die Augenkammer hineinwächst, bis sich die ursprünglich weite Becheröffnung auf den Umfang der Pupille verengt hat.

12) Der vordere verdünnte Abschnitt des Bechers zerfällt nochmals in zwei Zonen, indem er sich in der Umgebung des Linsenäquators zu den Ciliarfortsätzen einfaltet, nach vorn davon aber glatt bleibt. Somit sind jetzt am gesammten Augenbecher drei Theile als Retina, als Pars ciliaris und als Pars iridis retinae zu unterscheiden.

13) Den drei Abschnitten des epithelialen Augenbechers entsprechend nimmt auch die angrenzende bindegewebige Hülle eine etwas verschiedenartige Beschaffenheit an als eigentliche Chorioidea, als bindegewebiges Gerüst des Ciliarkörpers und der Iris.

14) In der Umgebung der Hornhaut faltet sich die Haut zum oberen und zum unteren Augenlid und zur Nickhaut ein, welche letztere beim Menschen rudimentär ist und nur als Plica semilunaris fortbesteht.

15) Die Ränder der beiden Augenlider verwachsen in den letzten Monaten der Entwicklung mit ihren Epithelüberzügen, um sich vor der Geburt wieder zu lösen.

16) Vom inneren Augenwinkel führt bei den Säugethieren die Thränenrinne zwischen Oberkiefer- und äusserem Nasenfortsatz zur Nasenhöhle.

17) Indem eine Epithelleiste vom Grund der Thränenrinne in die Tiefe dringt, sich abschnürt und aushöhlt, entsteht der Thränencanal zur Ableitung der Thränenflüssigkeit.

18) Dadurch, dass am Augenwinkel die Epithelleiste sich theilt, entwickeln sich die beiden Thränenröhrchen.

B) Die Entwicklung des Gehörorgans.

In ähnlicher Weise wie beim Auge treten auch beim Gehörorgan zahlreiche Theile von sehr verschiedener Abkunft zu einem einheitlichen, sehr complicirten Apparat zusammen; von ihnen ist wieder der Theil, an welchem sich der Hörnerv ausbreitet, das häutige Labyrinth mit seinem Hörepithel, der bei Weitem wichtigste, wie er denn auch in der Entwicklung allen übrigen Theilen vorauseilt und daher in erster Reihe untersucht werden muss.

a) Die Entwicklung des Hörbläschens zum Labyrinth.

Das häutige Labyrinth ist vorzugsweise ein Product des äusseren Keimblattes. So gross beim Erwachsenen seine Complication ist, welche

ihm den Namen Labyrinth eingetragen hat, so einfach verhält sich seine früheste Anlage. Sie entsteht an der Rückenfläche des Embryo in der Gegend des Nachhirns (Fig. 308 *gb*), oberhalb der ersten Schlundspalte und des Ansatzes des zweiten Schlundbogens (Fig. 319 oberhalb der Ziffer 3). Hier verdickt sich das äussere Keimblatt in einem kreisförmigen Bezirk und senkt sich alsbald zu einem Hörgrübchen ein. Es lässt sich dieser Vorgang bei Hühnerembryonen vom Ende des zweiten Brüttages an und bei fünfzehn Tage alten Kaninchenembryonen auf das Leichteste verfolgen. Zu dem Grunde des Grübchens begiebt sich vom nahe gelegenen Gehirn der Hörnerv, um daselbst mit einer ganglienartigen Anschwellung zu endigen.

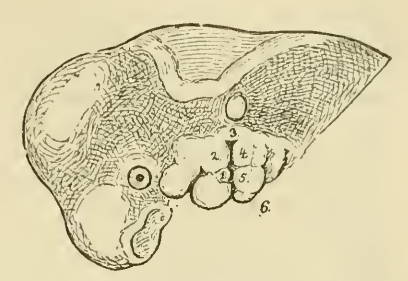


Fig. 319. **Kopf eines menschlichen Embryo (7,5 mm Nackenlänge)**, aus His, Menschliche Embryonen.

Oberhalb der ersten Schlundspalte liegt das Ohrbläschen. In der Umgebung der Schlundspalte sieht man sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker, aus denen sich das äussere Ohr entwickelt.

Eine Abweichung von dem eben dargestellten Befunde bieten nur die Knochenfische dar. Wie bei ihnen bereits das Centralnervensystem nicht als ein Rohr, sondern als solider Körper, und das Auge nicht als Blase, sondern als Epithelkugel angelegt wurde, so sehen wir bei ihnen auch, dass anstatt eines Hörgrübchens ein solider Epithelzapfen durch Wucherung des äusseren Keimblattes gebildet wird; derselbe empfängt erst später nach seiner Abschnürung ebenso wie das Hirnrohr und die Augenblase eine Höhlung in seinem Inneren.

Das nächste Stadium zeigt das Grübchen zu einem Hörbläschen umgewandelt. Beim Hühnchen geschieht dies im Laufe des dritten Tages. Die aus dem äusseren Keimblatt entstandene Einstülpung wird immer tiefer und nimmt, indem ihre Ränder sich an einander legen, eine birnförmige Gestalt an; hierauf wird der Zusammenhang mit dem äusseren Keimblatt bald vollständig gelöst, wie der Durchschnitt durch den Kopf eines Schafembryo (Fig. 320 *lb*) lehrt.

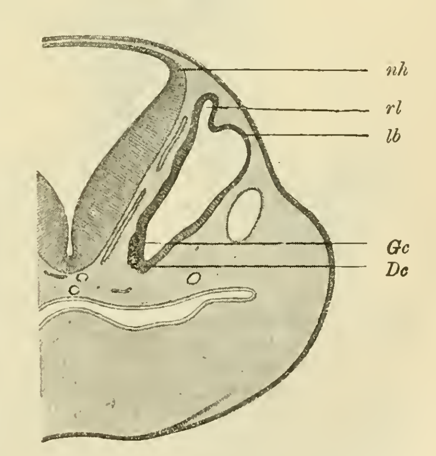


Fig. 320. **Senkrechter Durchschnitt durch die Labyrinthblase eines Schafembryo von 1,3 cm Länge.** 30fach vergrössert. Nach Böttcher.

nh Wand des Nachhirns. *rl* Recessus labyrinthi. *lb* Labyrinthbläschen. *Gc* Ganglion cochleare, welches einem Theil des Labyrinthbläschens (*Dc*) anliegt, der zum Schneckengang anwächst.

In derselben Weise findet bei fast allen Wirbelthieren eine Abschnürung des Hörbläschens von seinem Mutterboden statt. Eine Ausnahme machen die Selachier: hier erhält sich die Verbindung des zum Labyrinth sich umwandelnden Hörbläschens mit der Körperoberfläche dauernd in Form eines langen, dünnen Rohres, welches das knorpelige Primordialcranium durchbohrt und dorsalwärts mit der

Epidermis der Körperoberfläche in Verbindung steht, wo es eine offene Ausmündung besitzt.

In seiner ersten Anlage gleicht das Gehörorgan der Wirbelthiere im höchsten Grade den Einrichtungen, welche bei den meisten Wirbellosen als Gehörorgane gedeutet werden. Es sind dies unter der Haut gelegene, mit Endolymphe gefüllte Bläschen, welche ihre Entwicklung ebenfalls von der Epidermis nehmen. Entweder schnüren sie sich von dieser vollständig ab oder sie bleiben mit ihr, auch wenn sie vom Bindegewebe rings umschlossen werden, durch einen langen, flimmernden, epithelialen Canal in Verbindung, wie bei den Cephalopoden. In beiden Fällen sind die Bläschen im Innern von Epithel ausgekleidet, welches aus zwei verschiedenen Arten von Zellen besteht: erstens aus niedrigen, platten Elementen, die gewöhnlich flimmern und dadurch die Flüssigkeit im Innern des Bläschens in Bewegung setzen, und zweitens aus längeren, cylindrischen oder fadenförmigen Hörzellen mit steifen Haaren, die in die Endolymphe hineinragen. Die Hörzellen sind entweder an der Innenwand des Bläschens einzeln oder gruppenweise vertheilt, oder sie sind an einer bestimmten Stelle zu einem Hörepithel, dem Hörfleck (Macula acustica) oder der Hörleiste (Crista acustica), vereinigt. Dieselbe kann einfach oder doppelt sein. Zu allen Hörbläschen der Wirbellosen tritt ferner ein Nerv heran, welcher an den Sinneszellen mit feinen Fäserchen endet. Endlich findet sich noch als eine charakteristische Bildung ein fester, crystallinischer Körper vor, der Hörstein oder Otolith, der mitten in der Endolymphe schwebt und durch den Schlag der Flimmerhaare gewöhnlich in eine vibrirende Bewegung versetzt wird. Er besteht aus Crystallen von phosphor- oder kohlensaurem Kalk.

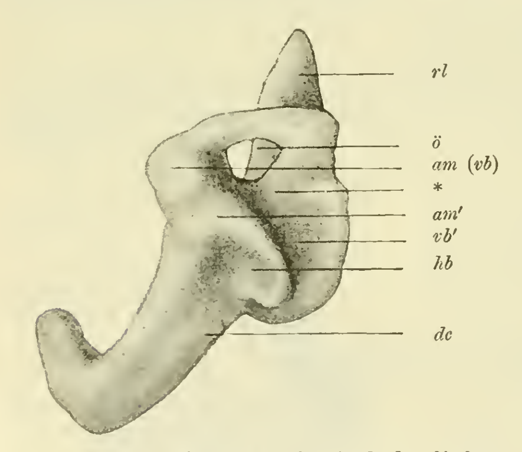


Fig. 321. **Häutiges Labyrinth der linken Seite eines Embryo,** nach einem Wachsmodell von Dr. Krause.

rl Recessus labyrinthi. *dc* Ductus cochlearis (häutiger Schneckengang). *hb* Tasche, aus der sich der horizontale Bogengang entwickelt. *am'* Erweiterung der Tasche, die zur Ampulle des horizontalen Bogenganges wird. *am* (*vb*) *vb'* * gemeinsame Tasche, aus der sich die beiden verticalen Bogengänge bilden. *am* (*vb*) Erweiterung der gemeinsamen Tasche, aus der die Ampulle des vorderen verticalen Bogengangs entsteht. In der Tasche ist die Oeffnung (*ö*) entstanden, durch die man den Recessus labyrinthi hindurch erblickt. * Strecke der Tasche, die zum gemeinsamen Einmündungsschenkel (Sinus superior) wird. *vb'* Theil der gemeinsamen Tasche, der den hinteren verticalen Bogengang liefert.

Bald findet sich nur ein einziger grösserer, gewöhnlich concentrisch geschichteter, kugeliger Körper oder eine grössere Anzahl von kleinen Kalkcrystallen, die durch eine weiche, breiige Substanz zusammengehalten werden.

Die Entstehung der Hörsteine im Innern der Bläschen ist schwer zu verfolgen. In einem Falle, den Fol beobachten konnte, entwickelten sie sich aus einer Epithelzelle der Bläschenwand. Die Zelle scheidet kleine Kalkconcremente in ihrem Protoplasma ab, vergrössert sich in Folge dessen und springt

als Höcker in die Hörflüssigkeit vor. Wenn sie sich noch reicher mit Kalksalzen beladen hat, hängt sie nur noch durch einen Stiel mit der Wand zusammen, löst sich schliesslich von ihr ganz ab und fällt in den Bläschenraum, in welchem sie schwebend und in rotirender Bewegung durch die Flimmerzellen erhalten wird.

Bei den Wirbelthieren wandelt sich das Hörbläschen, das in der ersten Anlage, wie wir gesehen haben, mit dem Gehörorgan der Wirbellosen übereinstimmt, in ein sehr complicirtes Gebilde, das häutige Labyrinth, um, dessen Entstehung ich für die Säugethiere näher beschreiben werde. Es erleidet Metamorphosen, bei denen Faltenbildungen und Abschnürungen die Hauptrolle spielen (Fig. 321).

Das von der Epidermis abgelöste Säckchen, welches zur Seite des Nachhirns liegt, zeigt gleich eine nach oben gerichtete, kleine Hervorragung, den Labyrinthanhang (Recessus labyrinthi oder Ductus endolymphaticus [Fig. 320 *rl*]). Wahrscheinlich haben wir es in ihm mit dem Rest jenes ursprünglichen Stieles zu thun, durch welchen das Hörbläschen mit dem Hornblatt verbunden war. Nach anderen Forschern dagegen soll dieser Stiel ganz verschwinden und die Ausstülpung neu entstanden sein. Für die erstere Annahme spricht vor Allem der oben erwähnte Befund bei den Selachiern, das Vorkommen eines langen Rohres, welches Labyrinth und Epidermis in dauernder Verbindung erhält. Später wächst der Labyrinthanhang (Fig. 321, 322, 323, 324 *rl*) dorsalwärts zu bedeutender Länge heran, wobei sich seine Wände dicht aufeinanderlegen, mit Ausnahme des blinden Endes, das sich zu einer kleinen Blase (Fig. 324 *rl**) erweitert.

Währenddem beginnt sich das Hörbläschen selbst (Fig. 320, 321 u. 322) immer mehr zu strecken und sich nach abwärts in einen kegel-

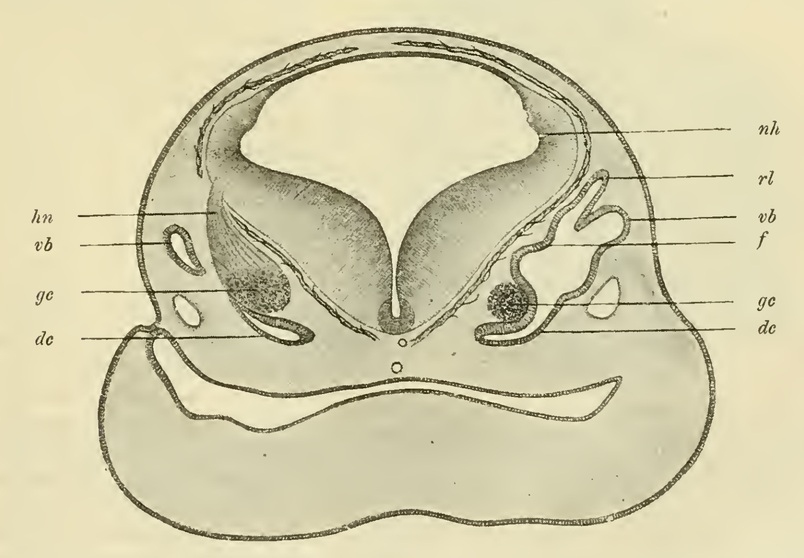


Fig. 322. **Querschnitt durch den Kopf eines 1,6 cm langen Schafembryo in der Gegend der Labyrinthblase.** Auf der rechten Seite ist ein mitten durch die Labyrinthblase geführter Schnitt gezeichnet, links ein etwas mehr nach vorn fallender. Nach Böttcher.

hn Hörnerv. *vb* verticaler Bogengang. *gc* Ganglion cochleare (spirale). *dc* Ductus cochlearis. *f* einspringende Falte, wodurch die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird. *rl* Recessus labyrinthi. *nh* Nachhirn.

förmigen Fortsatz (*d.c*), die erste Anlage des Schneckenganges (Ductus cochlearis), zu verlängern. Derselbe ist nach dem Gehirn (Fig. 322 *nh*) zu ein wenig eingekrümmt und liegt mit seiner concaven Seite der schon oben erwähnten, gangliösen Anschwellung (*g.c*) des Hörnerven (*hn*) dicht an.

Zur besseren Uebersicht der folgenden Darstellung wird es dienen, wenn wir jetzt eine obere und eine untere Abtheilung am Labyrinth unterscheiden. Zwar sind dieselben noch nicht deutlich von einander abgegrenzt, werden aber auf späteren Stadien durch eine nach innen vorspringende Falte (Fig. 322, 323, 324 *f*) immer schärfer gesondert.

Die obere Abtheilung (pars superior) liefert den Utriculus mit den halbkreisförmigen Canälen. Von diesen entstehen am frühesten die beiden senkrecht gestellten Canäle, während der horizontal liegende eine etwas spätere Bildung ist. Ihre Entstehung ist schon von dem Zoologen Rathke bei der Natter ermittelt worden. Neuerdings haben Krause und His durch Construction von Wachsmodellen bei Embryonen von Säugethieren und vom Menschen die interessanten Vorgänge noch weiter aufgeklärt.

Wie an den verschiedenen Durchschnitten (Fig. 322 u. 323), noch besser aber an dem durch Construction gewonnenen Modell (Fig. 321) zu erkennen ist, entwickeln sich die halbkreisförmigen Canäle dadurch, dass von der Blasenwand mehrere Ausstülpungen hervorgetrieben werden, welche die Form von dünnen Taschen oder Scheiben (*hb*, *vb*) und einen halbkreisförmigen Umriss besitzen. An jeder derartigen Ausstülpung weitet sich nun der Randtheil in bedeutenderem Maasse aus, während im übrigen Bezirke die beiden Epithelblätter sich fest auf einander legen und zu verkleben beginnen. In Folge dieses einfachen Vorganges, der am Rande stattfindenden Ausweitung und der in der Mitte vor sich gehenden Verklebung der Wandungen, erhält man einen halbkreisförmigen Canal, der an zwei Stellen mit dem ursprünglichen Hohlraum des Bläschens communicirt und sich an einer der Mündungen frühzeitig zur Ampulle ausweitet (Fig. 321 *am* und *am'*). Bald verschwindet der mittlere Theil, in welchem die Verklebung stattgefunden hat, indem das Epithelhäutchen durch Wucherung des Bindegewebes durchbrochen wird (Fig. 321 *ö*).

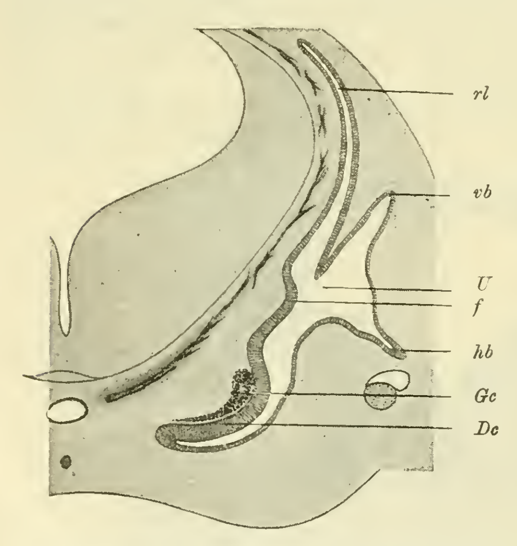


Fig. 323. **Querschnitt durch eine Kopfhälfte eines Schaffötus von 2 cm Länge in der Gegend des Labyrinths.** 30fach vergrössert. Nach Böttcher.

rl Recessus labyrinthi. *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang. *U* Utriculus. *f* einspringende Falte, durch welche die Labyrinthblase in Utriculus und Sacculus zerlegt wird. *Dc* Ductus cochlearis. *Gc* Ganglion cochleare.

Zwischen der Entwicklung des horizontalen und der beiden verticalen Bogengänge besteht eine interessante, von KRAUSE entdeckte Verschiedenheit. Während nämlich der horizontale Bogengang für sich als eine kleine Tasche angelegt wird (Fig. 321 *hb*), nehmen die beiden verticalen Gänge aus einer einzigen grösseren, taschenförmigen Anlage (Fig. 321 *am* (*vb*) * *vb'*) gemeinsam ihren Ursprung. An dieser grossen Tasche legen sich an zwei verschiedenen Stellen die Wandungen auf einander und verschmelzen. An einer dieser Stellen hat sich an dem Präparat, nach welchem das Modell (Fig. 321) construirt worden ist, schon eine Oeffnung (*ö*) in der Tasche durch Resorption der verlötheten Epithelstrecke gebildet, während an der zweiten Stelle (*vb'*) die Epithelmembran noch erhalten ist. Zwischen den verklebten Theilen der Tasche bleibt eine mittlere Strecke, die mit einem Stern im Modell bezeichnet ist, offen und wird zum gemeinsamen Ausmündungsschenkel (Sinus superior) der beiden verticalen Bogengänge. So liefert auch für diese Eigenthümlichkeit die Entwicklungsgeschichte eine einfache, befriedigende Erklärung.

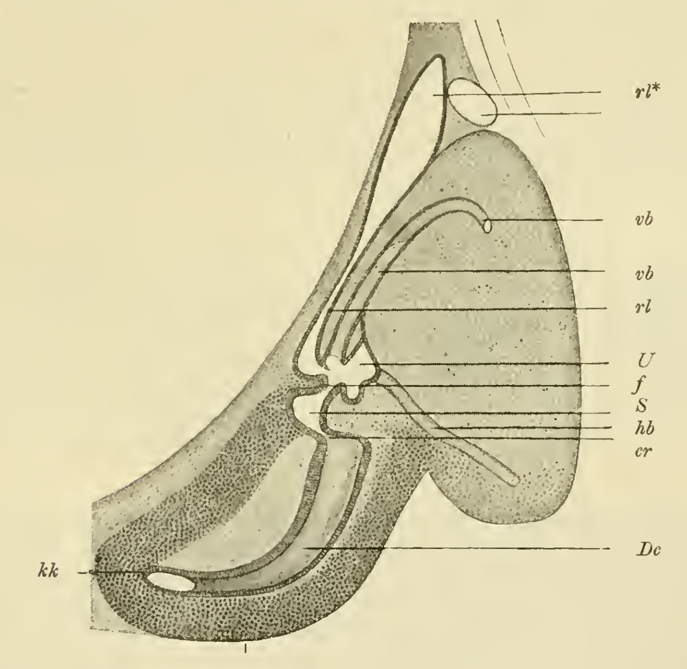


Fig. 324. **Nach zwei Durchschnitten durch das Labyrinth eines 2,8 cm langen Schafembryo.** Nach BÖTTCHER.

rl Recessus labyrinthi. *rl** ampullenartige Erweiterung desselben. *vb*, *hb* verticaler, horizontaler Bogengang. *U* Utriculus. *S* Sacculus. *f* Falte, durch welche das Labyrinth in Sacculus und Utriculus zerlegt wird. *cr* Canalis reuniens. *Dc* Ductus cochlearis. *kk* Knorpelkapsel der Schnecke.

Was von der oberen Abtheilung des Hörbläschens übrig bleibt, nachdem aus seiner Wandung die drei halbkreisförmigen Canäle hervorgewuchert sind, nennen wir den Utriculus (Fig. 323—325 *U*).

Währenddem gehen nicht minder bedeutungsvolle und eingreifende Veränderungen auch an dem unteren Theile der Laby-

rinthblase vor sich und führen zur Entstehung des Sacculus und der Schnecke.

Die untere Abtheilung (Fig. 324 *S*) grenzt sich durch eine immer tiefer werdende Einschnürung (*f*) gegen den Utriculus (*U*) ab und bleibt schliesslich mit ihm nur noch durch ein sehr enges Röhrchen (Canalis utriculo-saccularis) in Verbindung (Fig. 325 *R* und 328_2). Da die Einschnürung gerade die Stelle des Labyrinth-Bläschens trifft, von welcher der Labyrinthanhang entspringt, so kommt später die Einmündung des letzteren in den Bereich des Canalis utriculo-saccularis, etwa in seine Mitte, zu liegen (Fig. 325 *R* u. 328_2). Es entsteht auf diese Weise ein Bild, als ob der Labyrinthanhang an seinem Anfange sich in zwei feine Röhrchen spaltet, von denen das eine in den Sacculus, das andere in den Utriculus führt.

Durch eine zweite, tiefe Einschnürung (Fig. 324, 325, 327) sondert sich der Sacculus (*S*) von dem noch in Entwicklung begriffenen Schneckengang (*D.c*); und auch hier erhält sich noch ein Zusammenhang nur durch ein ganz ausserordentlich dünnes Verbindungscanälchen (*cr*), das Hensen entdeckt und als Canalis reuniens beschrieben hat. Der Schneckengang selbst wächst bedeutend in die Länge und beginnt sich dabei in dem weichen, einhüllenden, embryonalen Bindegewebe in Spiraltouren aufzurollen und zwar so, dass er beim Menschen zwei und eine halbe Windung beschreibt (Fig. 225 *C* u. 327 *Con*). Indem die erste Windung die grösste ist, und die nächsten immer enger werden, gewinnt er eine grosse Aehnlichkeit mit dem Gang eines Schneckengehäuses.

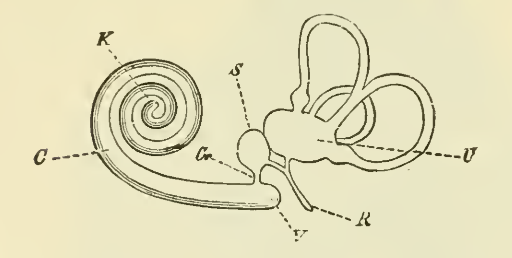


Fig. 325. **Schema zur Erläuterung des häutigen ausgebildeten Labyrinthes.**

U Utriculus. *S* Sacculus. *Cr* Canalis reuniens. *R* Recessus labyrinthi, Labyrinthanhang. *C* Schnecke. *K* Kuppelblindsack. *V* Vorhofsblindsack des Schneckencanals.

Mit den äusseren Formveränderungen des Bläschens gehen auch Veränderungen in der Beschaffenheit seines Epithels einher. Das Epithel sondert sich in die indifferenten, nur als Ueberzug dienenden Epithelzellen und in die eigentlichen Hörzellen. Die ersteren platten sich ab, werden cubisch oder schüppchenartig und überziehen den grössten Theil der Oberfläche der halbkreisförmigen Canäle, des Sacculus, des Utriculus, des Labyrinthanhangs und der Schnecke. Die Hörzellen dagegen verlängern sich, werden cylindrisch und spindelförmig und erhalten auf der freien Oberfläche Haare, die in die Endolymphe hineinragen. Dadurch, dass das Bläschen sich in die verschiedenen Abtheilungen sondert, wird auch das Hörepithel in ebenso viele einzelne Flecke zerlegt, zu denen sich dann der Hörnerv begiebt. Das Hörepithel zerfällt mithin in je eine Macula acustica im Sacculus und Utriculus, in je eine Crista acustica in den Ampullen der drei halbkreisförmigen Canäle und in eine besonders complicirt gestaltete Endigung im Schneckengang. Hier wächst das Hörepithel zu einem langen, spiralen Bande aus, das unter dem Namen des Corti'schen Organes bekannt ist.

Der ursprünglich einfache Hörnerv, der zum Bläschen herangetreten war, wird mit der Sonderung des Hörepithels in Maculae, Cristae und Corti'sches Organ ebenfalls in einzelne Zweige aufgelöst. Wir unterscheiden am Hörnerven den N. vestibuli, der wieder in verschiedenen Zweigen zu den Maculae und Cristae tritt, und den N. cochleae.

Auch das zum Hörnerv gehörige, ursprünglich einfache Ganglion acusticum wird in zwei von einander räumlich getrennte Abschnitte gesondert. Der dem N. vestibuli zugetheilte Abschnitt liegt bei Erwachsenen, vom Endgebiet weiter entfernt, im inneren Gehörgang und bildet hier die bekannte Intumescentia gangliiformis Scarpae; der zum N. cochleae gehörige Theil dagegen schliesst sich der Endausbreitung des Nerven an; beim Embryo ist er der Anlage des Schneckengangs eng verbunden (Fig. 322, 323 *G.c*) und wächst dann in demselben Maasse, wie sich dieselbe vergrössert, zu einem dünnen Bande aus, welches bis zum blinden Ende des Ganges reicht und unter dem Namen des Ganglion spirale bekannt ist (Fig. 328 *Gsp*).

b) Entwicklung der häutigen Ohrkapsel zum knöchernen Labyrinth und zu den perilymphatischen Räumen.

Alle Veränderungen, von denen bis jetzt gesprochen wurde, sind einzig und allein von dem Epithelbläschen ausgegangen, welches sich vom äusseren Keimblatt abgeschnürt hat. Es wird jetzt meine Aufgabe sein, das Augenmerk auf eine Reihe von Vorgängen zu lenken, die sich in der Umgebung der epithelialen Hohlräume, in dem Mesenchym, in welches sie sich eingelagert haben, abspielen. Die Vorgänge führen zur Entstehung des knöchernen Labyrinthes, der perilymphatischen Räume und weicher, bindegewebiger Lagen, die sich den bisher betrachteten, rein epithelialen Bildungen innig verbinden und mit ihnen als häutiges Labyrinth in der descriptiven Anatomie zusammengefasst werden. Es findet hier Aehnliches statt, wie bei der Entwicklung des Nervenrohrs und des Auges, bei denen sich auch im Anschluss an die epithelialen Theile die bindegewebige Umgebung in besonderer Weise umgestaltet. Hier wie dort kommen vergleichbare Bildungen zu Stande, wie schon von verschiedenen Seiten, von Kölliker, Schwalbe und Anderen betont worden ist.

Die Vergleichung lässt sich bis in Einzelheiten durchführen. Wie das Nervenrohr und der epitheliale Augenbecher, so werden auch die vom primitiven Hörbläschen herrührenden Abschnitte zunächst von einer weichen, blutgefässführenden Bindegewebsschicht umhüllt. Der Pia mater des Gehirns entspricht die Gefässhaut des Auges und die weiche Ohrkapsel oder die bindegewebige Wand des häutigen Labyrinths. Um alle drei Organe hat sich dann eine feste Hülle nach aussen zum Schutze entwickelt: am Gehirn die Dura mater mit der Schädelkapsel, am Auge die Faserhaut (Sclera), am Gehör das knöcherne Labyrinth mit seinem Periost. Dazu gesellt sich noch eine dritte beachtenswerthe Uebereinstimmung. In allen drei Fällen sind die weichen und festen Umhüllungen durch mehr oder minder weite Spalträume getrennt, welche zum Lymphsystem hinzu zu rechnen sind. Am Nervenrohr begegnen wir dem Subdural- und Subarachnoidealraum, am Auge dem Perichorioidealspalt, am Gehörorgan den perilymphatischen Räumen, die an der Schnecke den besonderen Namen der Treppen (Scalae) (Fig. 328 *ST* u. *SV*) erhalten haben.

Im Einzelnen vollzieht sich die Bildung der Hüllen um das epitheliale Gehörbläschen in folgender Weise:

Bald nach seiner Abschnürung vom Hornblatt ist das Hörbläschen ringsum in zellenreiches Mesenchym eingehüllt, dessen einzelne Zellen in einer äusserst geringen, weichen und homogenen Zwischensubstanz liegen und einen grossen Kern und eine spärliche Protoplasmahülle mit kurzen Ausläufern besitzen. Allmählich sondert sich die Umhüllung in zwei Lagen (Fig. 324 u. 326). In der Umgebung der epithelialen Canäle nimmt die weiche Zwischensubstanz zwischen den Zellen zu, die theils sternförmig, theils spindelig werden und im ersten Fall längere Ausläufer nach verschiedenen Richtungen entsenden. Es entsteht hier die als Schleim- oder Gallertgewebe (Fig. 326 u. 328 *g*) bekannte Modification der Bindesubstanz, in der auch einzelne Blutgefässe ihren Weg nehmen. Nach aussen davon bleiben die Zellen kleiner und dichter zusammengedrängt und sind durch dünne Scheidewände einer festeren Zwischensubstanz von einander getrennt. Indem diese zunimmt, gewinnt das Gewebe bald den Charakter des embryonalen Knorpels (*Kk*).

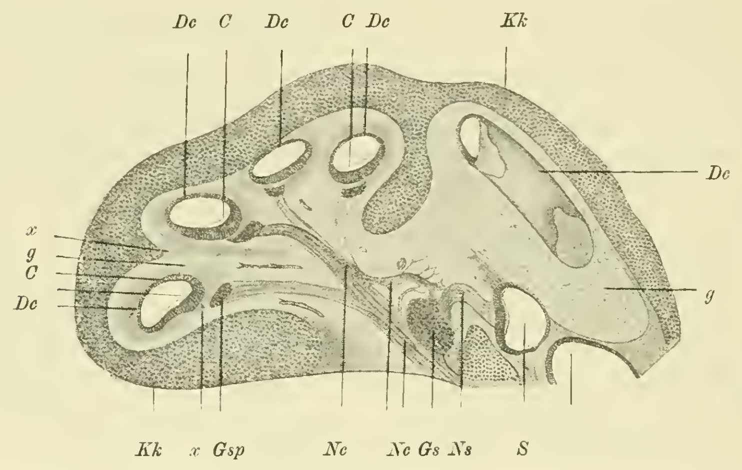


Fig. 326. **Durchschnitt durch die Schnecke eines 7 cm langen Schafembryo.** 39fach vergrössert. Nach Böttcher.

Kk Knorpelkapsel der Schnecke. *S* Sacculus mit dem hinzutretenden Nerven (*Ns*). *Gs* das mit dem Schneckennerven (*Nc*) in Verbindung stehende Ganglion, aus welchem Nervenfasern *Ns* für den Sacculus entspringen. *Gsp* Ganglion spirale. *Dc* Ductus cochlearis. *C* Corti'sches Organ desselben. *g* Gallertgewebe in der Umgebung des Ductus cochlearis. *x* dichtere Bindegewebsschichten.

Die weiteren Veränderungen sind für die Bogengänge, den Utriculus und Sacculus und den Schneckencanal gesondert zu verfolgen. Die drei halbkreisförmigen Canäle liegen nicht genau in der Mitte der von Gallertgewebe ausgefüllten Hohlräume des embryonalen Knorpels, sondern so, dass sie mit ihrem convexen Rande an den Knorpel fast unmittelbar anstossen, an der concaven Seite dagegen von ihm durch eine dickere Schicht von Gallertgewebe getrennt werden. Dieses sondert sich in drei Schichten: in eine mittlere Lage, in welcher die gallertige Zwischensubstanz erheblich zunimmt und dabei mehr und mehr flüssig wird, und in zwei dünne Grenzlagen, die sich in fibrilläres Bindegewebe umwandeln. Von diesen verbindet sich die eine innig mit dem Epithel-

rohr, zu dessen Ernährung sie dient, indem sich in ihr ein dichtes Blutgefässnetz ausbreitet, die andere liegt der Innenfläche der knorpeligen Umhüllung an, zu deren Perichondrium sie wird.

Das Gallertgewebe der mittleren Lage ist nur von kurzem Bestand. Bald zeigt es Merkmale einer beginnenden Rückbildung. Die sternförmigen Zellen werden mit Fettkörnchen in der Umgebung ihrer Kerne und in ihren langen Ausläufern erfüllt; später zerfallen sie. In der gallertigen Grundsubstanz bilden sich durch eine immer mehr zunehmende Erweichung kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Räume; dieselben vergrössern sich und verschmelzen darauf unter einander, bis schliesslich zwischen der bindegewebigen Hülle des halbkreisförmigen Canals und dem Perichondrium ein grosser, mit Perilymphe erfüllter Raum, der in dem Schema 327 schwarz bezeichnet ist, an Stelle des Gallertgewebes entstanden ist. Hier und da gehen bindegewebige Stränge von einer Bindegewebsschicht zur anderen und dienen den Nerven und Blutgefässen, welche sich zum halbkreisförmigen Canal begeben, zur Brücke.

Eine letzte Veränderung tritt endlich noch an der knorpeligen Umhüllung ein, indem sie durch endochondrale Verknöcherung in Knochen-

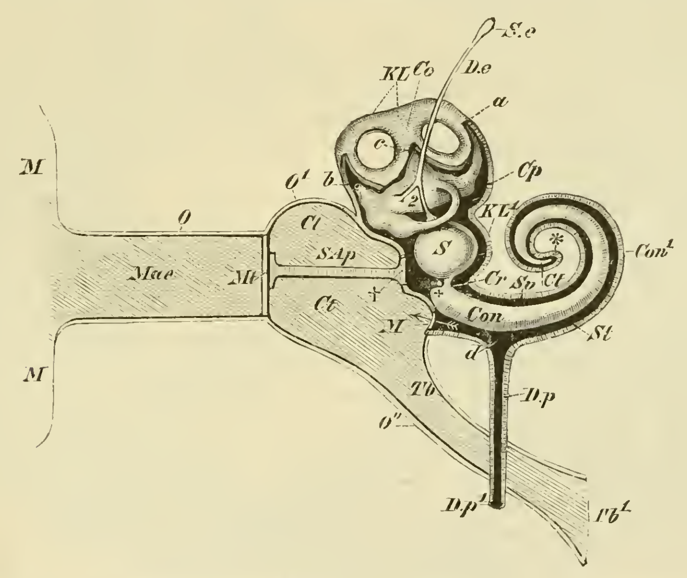


Fig. 327. **Schematische Darstellung des gesammten Gehörorgans vom Menschen.** Aus WIEDERSHEIM.

Aeusseres Ohr: *MM* Ohrmuschel. *Mae* Meatus auditorius externus. *O* Wand desselben. *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani. *O*¹ Wand desselben. *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst. *Tb* Tuba Eustachii. *Tb*¹ ihre Einmündung in den Rachen. *O''* ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgegrenztem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*). *S* Sacculus. *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths. *Se*, *De* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet. *Cp* Cavum perilymphaticum. *Cr* Canalis reuniens. *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofblindsack erzeugt. *Con*¹ knöcherne Schnecke. *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen. *Dp* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei *Dp*¹ ausmündet: der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

substanz übergeführt wird. Somit sind nun die häutigen in die knöchernen, halbkreisförmigen Canäle (Fig. 327 *a* u. *b KL*) eingeschlossen, welche das vergrösserte Abbild der ersteren sind.

Entsprechende Veränderungen (Fig. 327) vollziehen sich in der Umgebung von Utriculus und Sacculus (*S*) und führen 1) zur Entstehung eines perilymphatischen Hohlraumes (*Cp*), der mit den perilymphatischen Hohlräumen der halbkreisförmigen Canäle in Verbindung steht, und 2) zur Entstehung einer knöchernen Umhüllung (*KL'*), welche den Vorraum oder das Vestibulum begrenzt und den mittleren Abschnitt des knöchernen Labyrinthes darstellt.

In complicirterer Weise verändert sich die Umhüllung des epithelialen Schneckengangs, welche zur knöchernen Schnecke mit ihren Treppen wird. Sie ist zur Zeit, wo der Gang (Fig. 324 *Dc*) nur eine halbe Spiralwindung beschreibt, schon in eine innere, weiche und in eine äussere, festere Schicht, die zum Knorpel (*kk*) wird, gesondert. Die Knorpelkapsel (Fig. 326 *Kk*), die mit der knorpeligen Masse der übrigen Theile des Labyrinths zusammenhängt und mit ihnen einen Theil der Anlage des Felsenbeins ausmacht, schliesst später eine linsenförmige Höhle ein und besitzt eine weite Oeffnung, durch welche der Schneckennerv (Fig. 326 *Nc*) eintritt. Eine Aehnlichkeit mit einem Schneckengehäuse ist noch nicht zu erkennen. Sie tritt erst allmählich ein und wird durch zwei Momente hervorgerufen, durch Auswachsen des epithelialen Ganges und durch Sonderung des ihn umhüllenden, weichen Gewebes in flüssige und in fester werdende Theile.

Beim Auswachsen beschreibt der epitheliale Schneckengang in seiner Kapsel die schon früher beschriebenen, in Fig. 328 auf dem Querschnitt getroffenen Spiralwindungen (*Dc*), wobei er immer der Innenfläche der Kapsel (*Kk*) ziemlich dicht angeschmiegt bleibt. In der Mitte seiner Windungen, mithin in der Achse der Kapsel, steigt der Schneckennerv (*Nc*) von der Eintrittsöffnung aus gerade in die Höhe, gibt zahlreiche seitliche Aeste ab zur concaven Seite des Schneckengangs (*Dc*), wo sie zum Ganglion (*Gsp*) anschwellen, welches jetzt gleichfalls zu einem spiralen Bande mit ausgewachsen ist. Dem Verlauf der Nerven haben sich auch die ernährenden Blutgefässe angeschlossen.

Wenn die Entwicklung so weit fortgeschritten ist, bedarf es nur noch einer histologischen Sonderung im weichen Mesenchym, welches die Knorpelkapsel ausfüllt, um die noch fehlenden Theile des ausgebildeten Schneckengehäuses, die Schneckenachse (Modiolus), die Lamina spiralis ossea, den knöchernen Schneckengang, die Vorhofs- und die Paukentreppe, zum Vorschein zu bringen (Fig. 328). Wie in der Umgebung der halbkreisförmigen Canäle, des Utriculus und des Sacculus, sondert sich das Mesenchym in festere, faserig werdende Bindesubstanz und in ein immer weicher werdendes Gallertgewebe (*g*). Faserige Bindesubstanz entwickelt sich erstens in der Umgebung der in die Knorpelkapsel eintretenden Nerven- (*Nc*) und Blutgefässstämme und liefert die Grundlage der späteren, knöchernen Schneckenachse (*M*); zweitens liefert sie eine Umhüllung der von der Achse zum epithelialen Schneckengang hinziehenden Nervenfasern (*N*), Ganglienzellen (*Gsp*) und Blutgefässe und stellt eine Bindegewebsplatte dar, die später zur Lamina spiralis ossea verknöchert. Drittens überzieht sie in dünner Schicht den epithelialen Schneckengang, an welchem sie zur Ausbreitung der Blutgefässe dient, und wird mit ihm als häutiger Schneckengang zusammengefasst. Viertens kleidet sie die Innenfläche der Knorpelkapsel

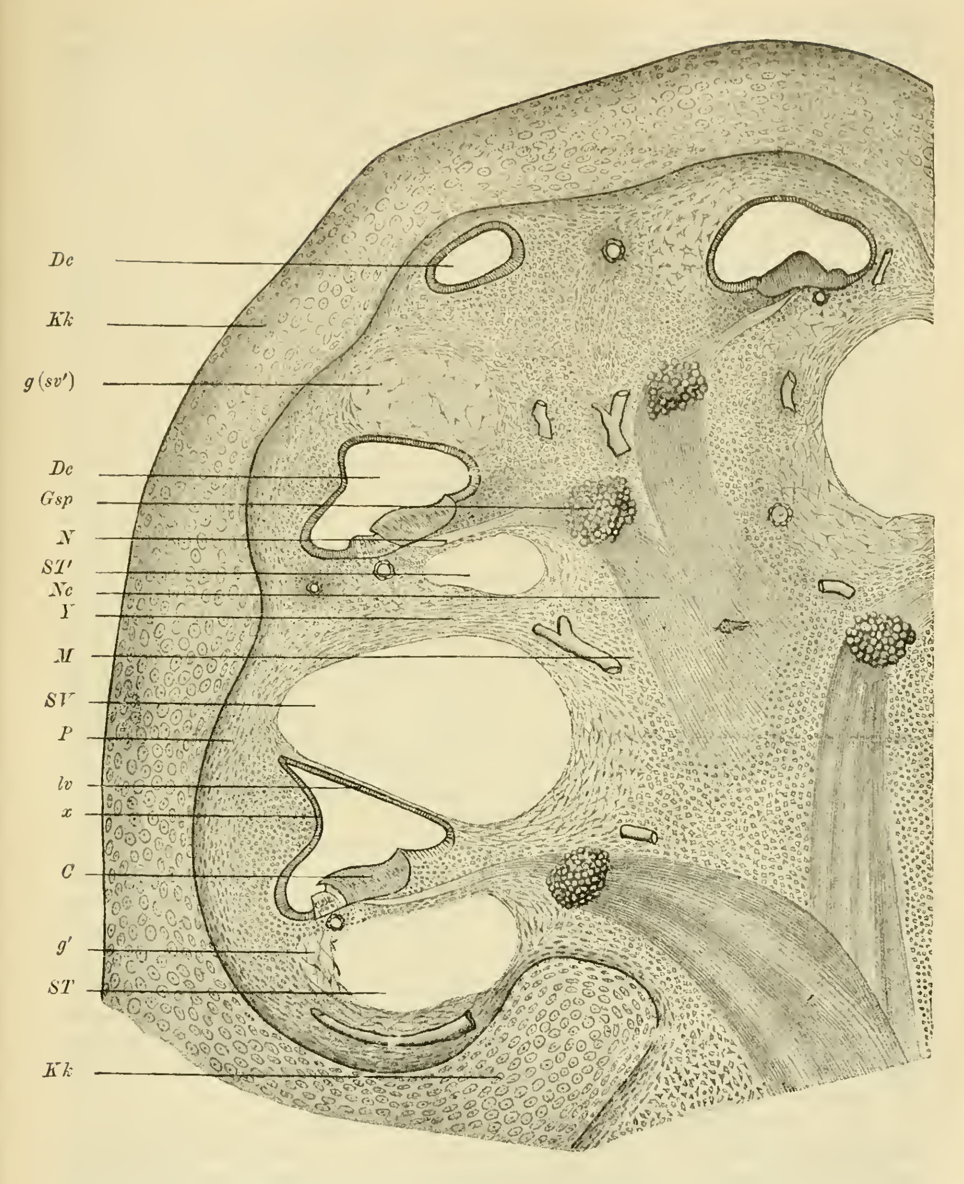


Fig. 328. **Theil eines Durchschnitts durch die Schnecke eines 9 cm langen Katzenembryo.** Nach Böttcher.

Kk Knorpelkapsel, in welcher der Schneckengang sich in Spiraltouren aufgewunden hat. *Dc* Ductus cochlearis. *C* Corti'sches Organ. *lv* Lamina vestibularis. *x* äussere Wand des häutigen Schneckenganges mit Ligamentum spirale. *SV* Scala vestibuli, Vorhofstreppe. *ST*, *ST'* Scala tympani, Paukentreppe. *g* Gallertgewebe, welches noch die letzte Windung der Scala vestibuli (*sv'*) ausfüllt. *g'* Rest des noch nicht verflüssigten Gallertgewebes. *M* festeres Bindegewebe in der Umgebung des Schneckennerven (*Nc*). *Gsp* Ganglion spirale. *N* zum Corti'schen Organ in der späteren Lamina spiralis ossea herantretender Nerv. *Y* dichtere Bindegewebsschicht, die verknöchert und den knöchernen Schneckengang begrenzen hilft. *P* Perichondrium.

als Perichondrium (*P*) aus. Fünftens endlich bildet sich eine Bindegewebsplatte (*Y*) zwischen der spiralen Knorpelleiste, die, wie oben beschrieben, von der Kapsel nach innen vorspringt, und der bindegewebigen Schneckenachse (*M*). Sie spannt sich zwischen den einzelnen Windungen des häutigen Schneckenganges aus, so dass der letztere nunmehr in einen weiteren Canal, dessen Wandung theils knorpelig, theils häutig ist, zu liegen kommt. Der Canal ist die Grundlage des knöchernen Schneckengangs.

Der nicht in fibrilläres Bindegewebe umgewandelte Rest des Mesenchyms wird Gallertgewebe (*g* u. *g'*). Es bildet zwischen den eben aufgezählten Theilen zwei spirale Streifen, von denen der eine oberhalb des häutigen Schneckengangs und der häutigen Lamina spiralis, der andere unterhalb von ihnen gelegen ist. Die Streifen nehmen daher die Stelle der Vorhofstreppe (*SV*) und der Paukentreppe (*ST*) ein. Die Treppen entstehen, noch ehe der Verknöcherungsprocess beginnt, genau in derselben Weise, wie die perilymphatischen Räume in der Umgebung der halbkreisförmigen Canäle und des Vestibulum. Im Gallertgewebe wird die Grundsubstanz weicher, die Zellen beginnen unter Bildung von Fettkörnchen zu zerfallen. Es werden kleine, mit Flüssigkeit erfüllte Hohlräume sichtbar; diese verbinden sich unter einander; schliesslich ist der ganze von Gallertgewebe eingenommene Raum von Perilymphe erfüllt. Der Erweichungsprocess beginnt an der Basis der Schnecke im Gebiet der ersten Windung (*ST* u. *SV*) und schreitet nach der Kuppel langsam fort. Hier treten zuletzt Vorhofs- und Paukentreppe in Verbindung, nachdem der letzte Rest des Gallertgewebes aufgelöst ist. Die Figur 328 zeigt uns ein Stadium, in welchem an der Schneckenbasis die perilymphatischen Räume (*SV* u. *ST*) angelegt und nur noch geringe Reste Gallertgewebe (*g'*) vorhanden sind, während an der Schneckenspitze der Verflüssigungsprocess des Gallertgewebes (*g*) noch nicht erfolgt ist.

Mit der Entwicklung der Treppen verändert auch der häutige Schneckengang seine Form. Während früher der Querschnitt oval aussah, nimmt er jetzt die Gestalt eines Dreiecks an (*Dc*). Denn es flachen sich die Wandstrecken ab, welche an die Vorhofs- und die Paukentreppe angrenzen und nach ihnen benannt werden und spannen sich zwischen dem freien Rand der Lamina spiralis und der Innenfläche der Knorpelkapsel glatt aus. Hierbei kommt die tympanale Wand (*C*) mit der Lamina spiralis in eine Ebene zu liegen, die vestibulare Wand (*lv*) bildet einen spitzen Winkel mit ihr und die dritte (*x*) liegt dem Perichondrium der Knorpelkapsel überall dicht an.

Den drei Wandstrecken entsprechend nimmt die epitheliale Auskleidung des häutigen Schneckengangs eine sehr verschiedene Beschaffenheit an. Während die Epithelzellen an der vestibularen und äusseren Wand theils cubisch, theils ganz abgeplattet werden, verlängern sie sich auf der tympanalen Wand, hängen hier mit den Endfäserchen des Schneckennerven zusammen und erzeugen das complicirt gebaute Corti'sche Organ (*C*), welches, wie die Hörleisten und Hörflecke der Ampullen, des Sacculus und des Utriculus, die letzten Endigungen des Hörnerven in sich birgt.

Seiner Vollendung wird der verwickelte Aufbau der Schnecke schliesslich mit Eintritt des Verknöcherungsprocesses entgegen geführt. Dieser vollzieht sich in einer zweifachen Weise. Einmal verknöchert die Knorpelkapsel auf endochondralem Wege, wie das ganze knorpelige

Felsenbein, von dem sie einen kleinen Theil ausmacht. Das so entstehende Knochengewebe ist längere Zeit spongiös und mit grösseren Markräumen versehen. Zweitens verknöchern auf directem Wege die oben aufgeführten, faserigen Bindegewebslagen, die Scheidewände der Schneckencanäle, die bindegewebige Achse oder der Modiolus und die Lamina spiralis. Gleichzeitig lagern sich compacte Knochenlamellen von innen her auf das spongiöse, aus der Knorpelkapsel entstandene Gewebe ab; sie sind, wie Böttcher gezeigt hat, vom ursprünglichen Perichondrium, das zum Periost wird, abgeschieden worden. In Folge dessen lässt sich auch die knöcherne Schneckenkapsel in jüngeren Lebensjahren leicht aus dem lockeren Knochengewebe endochondralen Ursprungs herausschälen.

c) Entwicklung der Hülfsapparate des Gehörorgans. (Mittleres und äusseres Ohr.)

Zu dem häutigen und dem knöchernen Labyrinth, welche man auch als inneres Ohr zusammenfasst, gesellen sich einige Hülfsapparate in derselben Weise, wie die Augenmuskeln, die Lider, Thränendrüse und Thränenwege zum Augapfel hinzutreten. Es sind Bildungen, die den niederen Wirbelthieren (Fischen) fehlen und sich erst von den Amphibien an in einer immer vollkommener werdenden Weise zu entwickeln beginnen. Sie haben die Aufgabe, die Ueberleitung der Schallwellen zum Labyrinth zu vermitteln, und werden daher als schallzuleitende Apparate zusammengefasst. Ihrer Lage nach werden sie auch als mittleres und als äusseres Ohr bezeichnet. Ersteres besteht bei den Säugethieren, wo es seine höchste Vollendung erreicht (Schema 329), aus der Paukenhöhle (*Ct*), der Eustachi'schen Röhre (*Tb*) und den drei Gehörknöchelchen (*SAp*), letzteres aus dem Trommelfell (*Mt*), dem äusseren Gehörgang (*Mae*) und der Ohrmuschel (*M*). Wenn ich oben sagte, dass diese Theile den Fischen fehlen, so ist dies nur cum grano salis zu verstehen; sie fehlen nur als schallzuleitende Apparate, sind dagegen als andersartig functionirende Gebilde und in einfacherem Zustande auch bei ihnen schon vorhanden. Denn es entwickeln sich die verschiedenen Hülfsapparate des Gehörs aus der ersten Schlundspalte und aus einigen in ihrer Umgebung gelagerten Theilen.

Es wird auch hier gut sein, uns mit dem ursprünglichen Zustand, der zum Ausgang gedient hat, bekannt zu machen, wozu die Selachier als Beispiel dienen mögen.

Bei ihnen bildet sich die erste Schlundspalte, die zwischen Kiefer- und Zungenbeinbogen und zwischen Trigeminus und Acustico-facialis gelegen ist, zum grössten Theil zurück: sie schliesst sich zur Seite des Schlundes und bleibt nur am Ursprung der beiden Schlundbogen offen. Sie stellt dann einen kurzen Canal dar, der innen und aussen eine kleine, rundliche Oeffnung besitzt und an der Labyrinthregion des Schädels, in welche das Gehörorgan eingebettet ist, ganz dicht vorbeizieht. Mit der Athmung hat der Canal, das sogenannte Spritzloch, nichts mehr zu schaffen, da sich die Kiemenblättchen an seiner Wandung zurückbilden. Durch seine Lage in unmittelbarer Nähe des Labyrinths erscheint er schon bei den Selachiern als der beste Weg für die Fortleitung der Schallwellen zum inneren Ohr. Hierin ist eine Hauptbedingung gegeben, dass er bei den übrigen Wirbelthieren ganz in den Dienst des Gehör-

organs tritt und sich für diese bestimmte Function in einer zweckmässigeren Weise fortbildet.

Dem Spritzloch der Selachier entsprechen bei den höheren Thieren (Fig. 329) die Paukenhöhle (*Ct*), die Eustachi'sche Röhre (*Tb*) und der äussere Gehörgang (*Mae*). Sie entwickeln sich gleichfalls aus dem oberen Theil der ersten Schlundspalte. Wenn von ihnen einige Forscher, wie Urbantschitsch, neuerdings behauptet haben, dass sie mit der ersten Schlundspalte nichts zu schaffen hätten, sondern selbständig durch Ausstülpungen der Rachenhöhle angelegt würden, so stehen dieser Ansicht nicht nur vergleichend-anatomische Erwägungen, sondern auch die Angaben von Kölliker, Moldenhauer und Hoffmann entgegen, welche sich auf die Entwicklung der Reptilien, Vögel und Säugethiere beziehen.

In den genannten Wirbelthierclassen schliesst sich die erste Schlundspalte, abweichend von den Selachiern, auch in ihrem oberen Theil.

Siehe die in einem früheren Capitel bereits besprochenen Angaben über die strittige Frage, ob die Schlundspalten durch eine epitheliale Membran verschlossen bleiben oder vorübergehend offen sind. (Seite 286.)

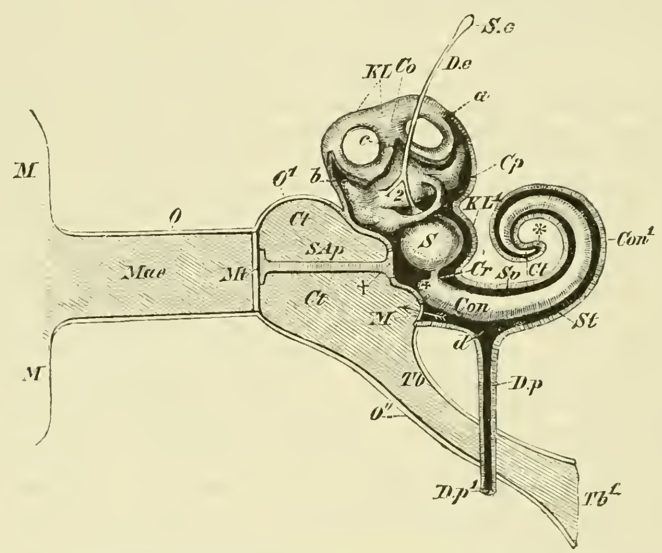


Fig. 329. **Schematische Darstellung des gesammten Gehörorgans vom Menschen.** Aus Wiedersheim.

Aeusseres Ohr: *MM* Ohrmuschel. *Mae* Meatus auditorius externus. *O* Wand desselben. *Mt* Membrana tympani. Mittelohr: *Ct*, *Ct* Cavum tympani. O^1 Wand desselben. *SAp* schallleitender Apparat, welcher an Stelle der Ossicula auditiva nur als stabförmiger Körper eingezeichnet ist. Die Stelle † entspricht der Steigbügelplatte, welche das ovale Fenster verschliesst. *Tb* Tuba Eustachii. Tb^1 ihre Einmündung in den Rachen. O'' ihre Wand. Inneres Ohr mit zum grössten Theil abgegrenztem, knöchernem Labyrinth (*KL*, *KL'*). *S* Sacculus. *a*, *b* die beiden verticalen Bogengänge des häutigen und knöchernen Labyrinths. *Se*, *De* Saccus und Ductus endolymphaticus, wovon sich der letztere bei 2 in zwei Schenkel spaltet. *Cp* Cavum perilymphaticum. *Cr* Canalis reuniens. *Con* häutige Schnecke, die bei † den Vorhofsblindsack erzeugt. Con^1 knöcherne Schnecke. *Sv* und *St* Scala vestibuli und Scala tympani, welche bei * an der Cupula terminalis (*Ct*) in einander übergehen. *Dp* Ductus perilymphaticus, welcher bei *d* aus der Scala tympani entspringt und bei Dp^1 ausmündet; der horizontale Bogengang ist mit keiner besonderen Bezeichnung versehen, doch ist er leicht zu erkennen.

Der Verschluss wird noch dadurch ein festerer und vollkommenerer, dass auch eine Bindegewebsschicht zwischen innere und äussere Epithelplatte hineinwächst. Zu beiden Seiten derselben erhalten sich Reste der ersten Schlundspalte als mehr oder minder tiefe Buchten, eine innere, nach der Rachenhöhle zu gelegene und eine äussere, die von Wülsten des ersten und zweiten Schlundbogens umfasst wird.

Die innere Bucht, die als Canalis oder Sulcus tubo-tympanicus (pharyngo-tympanicus) bezeichnet wird, ist wie das Spritzloch zwischen Trigeminus und Acustico-facialis gelagert. Sie wird zum Mittelohr; sie vergrössert sich durch eine nach oben, aussen und hinten gerichtete Aussackung. Diese schiebt sich zwischen Labyrinth und Verschlussstelle der ersten Schlundspalte hinein und stellt einen seitlich plattgedrückten Hohlraum dar, welcher jetzt als Paukenhöhle von dem röhrenförmigen Rest des Sulcus tympanicus oder der Eustachi'schen Ohrtrompete zu unterscheiden ist. Die Paukenhöhle ist, namentlich bei älteren Embryonen von Mensch und Säugethieren, eine sehr enge; laterale und mediale Wand liegen daher fast unmittelbar an einander. Es rührt dies hauptsächlich daher, dass unter der Epithelauskleidung des Mittelohrs sich ein reichlich entwickeltes Gallertgewebe vorfindet. Letzteres schliesst zu dieser Zeit auch noch Gebilde ein, welche später gleichsam frei innerhalb der Paukenhöhle liegen, die Gehörknöchelchen und die Chorda tympani.

Auch das Trommelfell ist jetzt noch dem späteren Zustand sehr unähnlich. Seine Bildungsgeschichte ist keine so einfache, wie man früher glaubte. Denn es leitet sich nicht nur aus der schmalen Verschlussstelle der ersten Schlundspalte her, vielmehr betheiligen sich auch noch angrenzende Theile des ersten und des zweiten häutigen Schlundbogens. Das embryonale Trommelfell ist daher Anfangs eine dicke, bindegewebige Platte und schliesst an seinen Rändern die Gehörknöchelchen, den Tensor tympani und die Chorda tympani in sich ein. Spät erst erfolgt die Verdünnung des Trommelfells, gleichzeitig mit einer zunehmenden Erweiterung der Paukenhöhle. Beides wird herbeigeführt durch Schrumpfung des Gallertgewebes und durch eine damit Hand in Hand gehende Wucherung der die Paukenhöhle auskleidenden Schleimhaut. Diese schiebt sich an den Stellen, wo das Gallertgewebe schwindet, zwischen die einzelnen Gehörknöchelchen und die Chorda hinein, welche so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen kommen. In Wirklichkeit aber liegen sie ausserhalb derselben. Denn sie werden noch allseitig von der gewucherten Schleimhaut überzogen und durch Schleimhautfalten (Hammer-, Ambossfalten etc.) mit der Wand der Paukenhöhle in Verbindung gesetzt in gleicher Weise, wie die in die Leibeshöhle hineingewachsenen Unterleibsorgane vom Bauchfell überzogen und durch Bauchfellfalten an den Wandungen festgehalten werden.

Mit der Verdünnung des Trommelfells geht eine Verdichtung seiner bindegewebigen Substanz einher, wodurch es zu seiner späteren Aufgabe als schwingende Membran befähigt wird.

Ueber die Entwicklung der Gehörknöchelchen wird erst in einem späteren Abschnitt, welcher die Entstehung des Skelets zum Gegenstand hat, ausführlicher gesprochen werden. Jetzt nur noch einige Worte über die Bildung des äusseren Ohrs, welches sich, wie schon oben bemerkt, von einer Bucht an der Aussenseite der Verschlussstelle der ersten Schlundspalte herleitet. Moldenhauer hat die Bucht beim Hühnchen, His bei menschlichen Embryonen genauer untersucht. Wie

die seitliche Ansicht eines sehr jungen menschlichen Embryo (Fig. 319) lehrt, wird die erste Schlundspalte von wulstigen Rändern umgeben, die dem ersten und dem zweiten Schlundbogen angehören und sich frühzeitig in sechs mit Ziffern bezeichnete Höcker gliedern. Von ihnen leitet sich die Ohrmuschel ab, welche demnach ein ziemlich umfangreiches Gebiet des embryonalen Kopfes (die pars auricularis) für sich in Anspruch nimmt. Die Tasche zwischen den Wülsten, an deren Grund man auf die Trommelfellanlage stösst, wird zum äusseren Gehörgang. Sie wird dadurch immer tiefer, dass sich die umgebende Gesichtswand in hohem Maasse verdickt; schliesslich ist sie zu einem längeren Canal mit theils knöchernen, theils knorpeligen Wandungen ausgewachsen. Die sechs oben erwähnten Höcker, welche die Oeffnung des äusseren Gehörgangs umsäumen, bilden zusammen einen plumpen Ring. Ueber ihre Umwandlung zum äusseren Ohr giebt die folgende Abbildung (Fig. 330) genügenden Aufschluss. Sie zeigt, dass sich aus den mit Nr. 1 und 5 bezeichneten Höckern der Tragus und Antitragus, aus 2 und 3 der Helix und Anthelix entwickeln. Das Ohrläppchen bleibt lange Zeit klein und wird erst im fünften Monat deutlicher. Es leitet sich von dem mit der Zahl 6 versehenen Hügel ab. Am Schluss des zweiten Monats sind alle wesentlichen Theile des Ohrs leicht erkennbar; vom dritten Monat an wächst der hintere und der obere Theil der Ohrmuschel mehr aus der Kopffläche heraus und gewinnt eine grössere Festigkeit mit der Differenzirung des Ohrknorpels, die schon am Schluss des zweiten Monats begonnen hat.

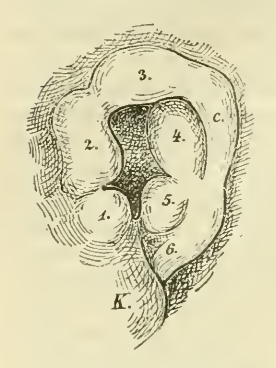


Fig. 330. **Ohranlage von einem menschlichen Embryo.** Nach His.

Der mit 1. bezeichnete Höcker liefert den Tragus, 5. den Antitragus. Die Höcker 2. u. 3. liefern den Helix, Höcker 4. den Anthelix. Aus dem Streifen 6. wird das Ohrläppchen; *K* Unterkiefer.

Zusammenfassung.

1) Der wesentlichste Theil des Gehörorgans, das häutige Labyrinth, entwickelt sich zu beiden Seiten des Nachhirns oberhalb der ersten Schlundspalte aus einer grubenförmigen Vertiefung des äusseren Keimblattes.

2) Das Hörgrübchen schliesst sich zum Hörbläschen ab, rückt mehr in die Tiefe und wird in embryonale Bindesubstanz eingebettet, aus welcher sich später die Schädelkapsel entwickelt.

3) Das Hörbläschen nimmt durch verschiedenartige Ausstülpungen seiner Wand die complicirte Gestalt des häutigen Labyrinthes an und sondert sich in den Utriculus mit den drei halbkreisförmigen Bogengängen, in den Sacculus mit dem Canalis reuniens und der Schnecke, sowie in den Labyrinthanhang (Recessus vestibuli), durch welchen Sacculus und Utriculus noch unter einander in Verbindung bleiben.

4) Der Hörnerv und das Hörepithel, welche ursprünglich einfach sind, zerfallen gleichfalls, sowie sich das Bläschen in mehrere Abschnitte

sondert, in mehrere Nervenzweige (Nervus vestibuli, N. cochleae) und in mehrere Nervenendstellen (in die Cristae acusticae der drei Ampullen, in je eine Macula acustica des Utriculus und des Sacculus, und in das CORTI'sche Organ).

5) Das embryonale Bindegewebe, in welches das epitheliale Hörbläschen und seine Umwandlungsproducte eingeschlossen werden, sondert sich in drei verschiedene Theile:

a) in eine dünne Bindegewebsschicht, welche sich den epithelialen Wandungen innig anschmiegt und mit ihnen zusammen das häutige Labyrinth darstellt;

b) in ein Gallertgewebe, welches während des embryonalen Lebens verflüssigt wird und die perilymphatischen Räume liefert (an der Schnecke die Paukentreppe und die Vorhofstreppe);

c) in eine Knorpelkapsel, aus welcher durch Verknöcherung das knöcherne Labyrinth entsteht.

6) Das mittlere und das äussere Ohr sind von dem oberen Theil der ersten Schlundspalte (dem Spritzloch der Selachier) und ihrer Umrandung abzuleiten.

7) Aus der Verschlussplatte der ersten Schlundspalte nebst angrenzenden Theilen der Schlundbogen entwickelt sich das Trommelfell, welches ursprünglich ziemlich dick ist und sich erst allmählich zu einer straffen Membran verdünnt.

8) Aus einer Bucht an der Innenseite des Trommelfells, dem Sulcus tubotympanicus, und aus einer nach oben, aussen und hinten gerichteten Aussackung derselben entstehen die Paukenhöhle und die EUSTACHI'sche Röhre.

9) Die Paukenhöhle ist ursprünglich ausserordentlich eng, indem in der sie einhüllenden Schleimhaut das Bindegewebe gallertig ist.

10) Die Gehörknöchelchen und die Chorda tympani liegen Anfangs ausserhalb der Paukenhöhle in dem Gallertgewebe ihrer Wand; erst durch Schrumpfung des Gallertgewebes kommen sie in Schleimhautfalten zu liegen, welche in die nunmehr geräumiger gewordene Paukenhöhle hineinspringen (Ambossfalte, Hammerfalte).

11) Der äussere Gehörgang entwickelt sich aus der Umrandung der nach aussen vom Trommelfell gelegenen Bucht; die Ohrmuschel entsteht aus sechs Höckern, die sich zum Tragus, Antitragus, Helix, Anthelix und zu dem Ohrläppchen umgestalten.

C) Die Entwicklung des Geruchsorgans.

Das Geruchsorgan ist ebenfalls wie Auge und Ohr eine Bildung des äusseren Keimblatts, aus welchem es sich ein wenig später als die beiden höheren Sinnesorgane entwickelt. — Es macht sich zuerst zu beiden Seiten des schon früher beschriebenen, breiten Stirnfortsatzes (Fig. 319) bemerkbar als eine Verdickung des äusseren Keimblattes, welche HIS bei menschlichen Embryonen als Nasenfeld bezeichnet hat. Die beiden Anlagen werden bald deutlicher, indem der Boden eines jeden Nasenfeldes muldenartig einsinkt und seine Ränder sich faltenartig nach aussen erheben (Fig. 331). Zum verdickten Epithel einer jeden Anlage tritt der Riechlappen heran, der durch Ausstülpung aus dem

Hemisphärenbläschen mittlerweile entstanden ist, und endet daselbst mit seinen Nervenfibrillen.

Die beiden Geruchsgrübchen, die in ähnlicher Weise mit Ausnahme der Cyclostomen, bei denen nur eine unpaare Grube entsteht, bei allen Wirbelthieren angelegt werden, sind durch einen beträchtlichen Abstand von einander getrennt. Sie erscheinen daher jetzt auf das Deutlichste als paarige Bildungen, während sie bei den höheren Wirbelthieren im fertigen Zustand zu einem anscheinend unpaaren Organ, der Nase, in der Medianebene zusammengerückt sind.

Das Studium der Entwicklungsgeschichte des Geruchsorgans gewinnt an Interesse, wenn man auch auf vergleichend anatomische Verhältnisse Rücksicht nimmt. Man wird dann finden, dass die verschiedenartigen Stadien, welche das Geruchsorgan der Säugethiere zum Beispiel während des embryonalen Lebens durchläuft, sich als bleibende Bildungen in niederen Wirbelthierclassen erhalten haben. So erhält sich das Geruchsorgan gleichsam auf dem Anfangsstadium in Form paariger Grübchen in vielen Abtheilungen der Fische. Ein besonderes Interesse aber gewinnt dieser Zustand noch bei genauerer histologischer Untersuchung, weil sich uns hier Anknüpfungspunkte an einfachere, in der Haut verbreitete Sinnesorgane darbieten. Wie nämlich Blaue in einer verdienstvollen Arbeit gezeigt hat, endet hier der Riechnerv nicht in einem zusammenhängenden Riechepithel, sondern in einzelnen, scharf gesonderten Organen (Fig. 332 *rk*), die von einander getrennt, wenn auch dicht zusammengedrängt, in einem indifferenten Epithel (*fe*) liegen. Die Organe (*rk*) bestehen aus vielen feinen, stäbchenförmigen Zellen, welche auf ihrer freien Oberfläche feine Stiftchen tragen und zu einem von den gewöhnlichen Epidermiszellen sich deutlich absetzenden Bündel vereint sind. Sie gleichen zum Verwechseln sensiblen Nervenendigungen, die in der Epidermis der Fische und niederer Wirbelthiere häufig und weit verbreitet vorkommen, den becherförmigen Organen oder den Nervenendknospen. Blaue hat sie daher auch geradezu als Geruchsknospen bezeichnet. Er geht von der Ansicht aus, dass sie ebenso wie die ähnlich beschaffenen Geschmacksknospen der Mundhöhle von den in der ganzen Haut verbreiteten Sinnesorganen ableitbar seien. Das Geruchsorgan ist nichts Anderes als eine in die Tiefe gesenkte, mit Nervenendknospen reichlich versehene Hautstrecke,

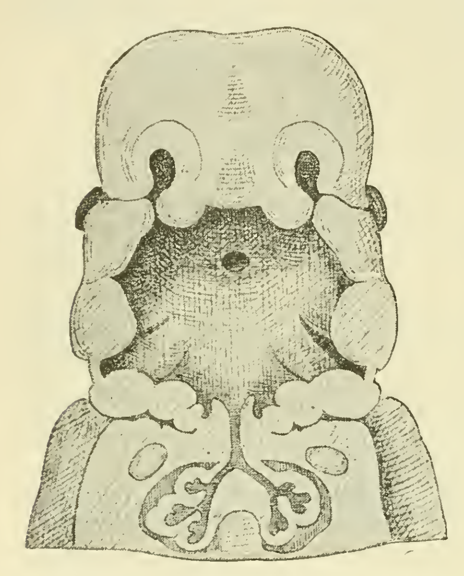


Fig. 331. **Frontalconstruction des Mundrachenraums eines menschlichen Embryo (*Rg*, His) von 11,5 mm Nackenlänge.** Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12.

Der Oberkiefer ist perspectivisch, der Unterkiefer im Durchschnitt zu sehen. Die letzten Schlundbogen sind äusserlich nicht mehr zu sehen, da sie in die Tiefe der Halsbucht gerückt sind.

welche eine bestimmte, specifische Sinnesfunction entwickelt und einen Functionswechsel erfahren hat. Aus den ursprünglich zerstreuten, vereinzelten Geruchsknospen (Fig. 332 *rk*) ist das zusammenhängende Riechepithel der höheren Wirbelthiere durch Verschmelzung entstanden in der Weise, dass die indifferente Epithelstrecke (*fe*) sich allmählich zurückgebildet hat. Bei einzelnen Arten der Fische und Amphibien kann man die Uebergangsstadien nachweisen.

Die weitere Entwicklung des Geruchsorgans wird vor allen Dingen dadurch charakterisirt, dass die Grübchen zur Mundhöhle in Beziehung treten. An einem jeden (Fig. 331) entwickelt sich eine Furche, welche nach abwärts zum oberen Mundrand verläuft und an ihrer äusseren Seite die vom Auge in schräger Richtung herkommende, schon früher besprochene Thränenfurche aufnimmt. Nasengrube und Nasenfurche werden bei älteren Embryonen (Fig. 333) tiefer, indem ihre Ränder nach aussen wulstartig vorspringen und die sogenannten inneren und äusseren Nasenfortsätze darstellen. Die beiden inneren

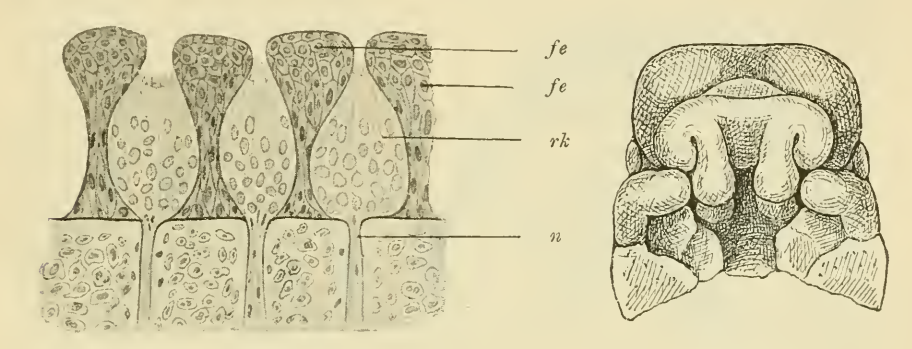


Fig. 332. Fig. 333.

Fig. 332. **Längsschnitt durch drei Geruchsknospen aus der Regio olfactoria von Belone.** Stark vergrössert. Nach Blaue.

rk Riechknospe; *fe* indifferentes, mehrschichtiges Flimmerepithel; *n* Riechnervenzweig.

Fig. 333. **Anlage der Nase und Decke der primitiven Mundhöhle, von unten nach Entfernung des Unterkiefers gesehen, von einem menschlichen Embryo** (C. H. His). Aus His, Menschliche Embryonen. Vergr. 12.

Nasenfortsätze werden durch eine seichte, von oben nach unten verlaufende Furche von einander getrennt, stellen zusammen eine breite, später bei den höheren Wirbelthieren immer schmäler werdende Scheidewand zwischen beiden Geruchsgruben her und begrenzen die Mitte der Mundhöhle von oben. Die äusseren Nasenfortsätze (von His auch die seitlichen Stirnfortsätze genannt) bilden jederseits einen vorspringenden Wulst zwischen Auge und Geruchsorgan und liefern das Bildungsmaterial für die seitliche Nasenwand und die Nasenflügel. Mit ihrem unteren Rand treffen sie auf die vorderen Enden der quergestellten Oberkieferfortsätze, von denen sie äusserlich durch die Thränenrinne abgegrenzt werden.

An der medialen Wand der Nasengrube findet sich noch eine besondere kleine Vertiefung, welche von Dursy zuerst bei Säugethierembryonen aufgefunden worden ist und auch bei menschlichen Embryonen bereits auf sehr frühen Stadien (His) bemerkt wird. Es ist die Anlage

des Jacobson'schen Organs, welches später in die Nasenscheidewand hineinwächst. Vom Riechnerven empfängt es einen besonderen Zweig, der bei Embryonen sogar von auffallender Stärke ist.

Das Stadium mit der Nasenrinne findet sich bei vielen Selachiern als ein dauernder Zuztand vor. Bei ihnen liegen die tiefen, in Knorpelkapseln eingeschlossenen Nasengruben, deren Schleimhaut in viele parallel gestellte Falten erhoben ist, an der unteren Fläche der zu einem Rostrum verlängerten Schnauze. Tiefe Rinnen, die von Hautfalten mit Muskeln begrenzt werden und wie durch Klappen verschlossen werden können, führen zu der vorderen Begrenzung des Mundes in einiger Entfernung von den Mundwinkeln hin.

Das nächste Stadium, welches bei menschlichen Embryonen in die zweite Hälfte des zweiten Monats fällt, zeigt uns das Geruchsorgan in zwei Canäle umgewandelt, welche durch Verwachsung der Ränder der beiden Rinnen, besonders des inneren Nasenfortsatzes mit dem medial sich vorschiebenden Oberkieferfortsatz entstanden sind. Die Canäle besitzen nur zwei Oeffnungen, das äussere und das innere Nasenloch (Fig. 334). Die beiden äusseren Nasenlöcher liegen nur wenig oberhalb des Mundrandes, die inneren an der Decke der primitiven Mundhöhle, daher sie auch von Dursy primitive Gaumenspalten genannt worden sind. Sie finden sich weit nach vorn gelagert, nur wenig entfernt vom Mundrand, eine Lage, welche sie bei Dipneusten und Amphibien dauernd beibehalten. Anfangs rundlich, verlängern sie sich später und stellen einen von vorn nach hinten verlaufenden Spalt dar.

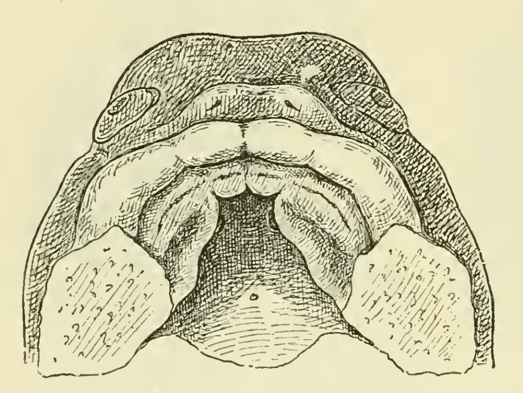


Fig. 334. Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze. 10fach vergrössert. Nach His.

Eine in manchen Einzelheiten etwas abweichende Darstellung von der Entwicklung des Geruchsorgans hat neuerdings Hochstetter auf Grund von Untersuchungen gegeben, die bei dem Kaninchen, der Katze und dem Menschen angestellt wurden.

Das Geruchsorgan hat durch die Umbildung zu einem in die Mundhöhle führenden Canal, welche sich bei allen durch Lungen athmenden Wirbelthieren vollzogen hat, noch eine zweite Function übernommen. Es ist jetzt nicht nur ein Sinnesorgan für Geruchswahrnehmung, sondern dient gleichzeitig auch dazu, den Luftstrom in die Mund- und Rachenhöhle und in die Lungen aus- und einzuleiten. Es ist zu einer Art respiratorischer Vorkammer für den Athmungsapparat geworden. Die Uebernahme dieser Nebenleistung drückt den späteren Entwicklungsstadien des Geruchsorgans ein bestimmtes Gepräge auf und ist bei einer richtigen Beurtheilung derselben

mit in Anschlag zu bringen. Denn die Weiterentwicklung wird vor allen Dingen durch die Tendenz beherrscht, die Oberfläche der Geruchshöhlen in einem bedeutenden Maasse zu vergrössern. Die Oberflächenvergrösserung betrifft nun aber nicht die eigentliche Riechschleimhaut oder das Sinnesepithel, zu welchem der Riechnerv ausstrahlt, sondern die gewöhnliche, mit Flimmerzellen versehene Schleimhaut. Sie hängt daher auch mit einer Verbesserung des Geruchssinnes weniger zusammen als mit der Nebenleistung beim Athmungsprocess. Durch Vergrösserung der weichen, mit Blutgefässen reichlich versehenen Schleimhautflächen soll die an ihnen vorbeistreichende Luft erwärmt und von Staubtheilen, die an den feuchten Flächen hängen bleiben, gereinigt werden. Man hat daher von jetzt ab am Geruchsorgan eine Regio olfactoria und eine Regio respiratoria zu unterscheiden. Erstere, welche sich von dem Sinnesepithel des ursprünglichen Geruchsgrübchens ableitet, bleibt verhältnissmässig klein, nimmt die Endausbreitung des Riechnerven auf und ist beim Menschen auf die Gegend der oberen Muschel und auf einen Theil der Nasenscheidewand beschränkt. Die Regio respiratoria bedingt die gewaltigen Dimensionen, welche das Geruchsorgan bei den höheren Wirbelthieren erlangt.

Die Vergrösserung der Oberfläche der Nasenhöhle wird durch drei verschiedene Vorgänge herbeigeführt, 1) durch die Bildung des harten und des weichen Gaumens, 2) durch die Entwicklung der Muscheln, 3) durch das Auftreten der Nebenhöhlen der Nase.

Der erste Process beginnt beim Menschen gegen das Ende des zweiten Monats. Es bildet sich dann an der Innenfläche der Oberkieferfortsätze (Fig. 334) eine Leiste, welche in die weite, primitive Mundhöhle vorspringt und in horizontaler Richtung zu einer Platte auswächst. Linke und rechte **Gaumenplatte** fassen Anfangs eine weite Spalte zwischen sich, durch welche man hindurch die ursprüngliche Decke der Mundhöhle und an dieser die mehr und mehr schlitzförmig werdenden, inneren Nasenöffnungen erblickt, beide getrennt durch eine Substanzbrücke, welche aus dem mittleren Stirnfortsatz hervorgegangen ist und nun als Nasenscheidewand bezeichnet werden kann. Im dritten Monat verengt sich die embryonale Gaumenspalte mehr und mehr. Die horizontalen Gaumenfortsätze der Oberkiefer vergrössern sich und treffen schliesslich mit ihren freien Rändern in der Medianebene auf den unteren Rand der noch immer breiten Nasenscheidewand, welche noch weiter nach abwärts

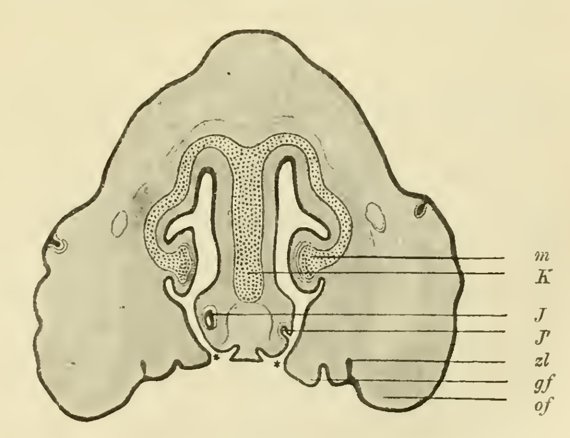


Fig. 335. **Querschnitt durch den Kopf eines Schweineembryo von 3 cm Steissscheitellänge.** Man sieht die Nasenhöhlen an der mit * bezeichneten Stelle mit der Mundhöhle in Zusammenhang; *K* Knorpel der Nasenscheidewand; *m* Knorpel der Nasenmuschel; *J* Jacobson'sches Organ; *J'* Einmündungsstelle desselben in die Nasenhöhle; *gf* Gaumenfortsatz; *of* Oberkieferfortsatz; *zl* Zahnleiste.

in die Mundhöhle hineingewachsen ist. Dann beginnen die genannten Theile von vorn nach hinten unter einander zu verschmelzen.

Zwei Stadien dieses Vorgangs werden durch die nebenstehenden Figuren (Fig. 335 u. 336) veranschaulicht, in denen Querschnitte durch das vordere Ende zweier Schweineembryonen dargestellt sind. Figur 335 zeigt uns das Stadium, auf welchem vom Oberkieferfortsatz (*of*) die Gaumenplatten (*gf*) bis dicht an den unteren Rand der Nasenscheidewand vorgedrungen sind. Mund- und Nasenhöhlen hängen noch durch die sehr engen, mit einem Stern bezeichneten Gaumenspalten zusammen.

In Figur 336 ist die Verschmelzung eingetreten. Auf diese Weise ist die primitive Mundhöhle in zwei über einander gelegene Etagen getrennt worden. Die obere Abtheilung gesellt sich zum Geruchsorgan hinzu, zu dessen Vergrösserung sie beiträgt; sie wird von dem Raum, der aus dem ursprünglichen Geruchsgrübchen entstanden ist, von dem Geruchslabyrinth, als Nasenrachengang unterschieden. Dieser mündet nach hinten durch die Choanen in die Rachenhöhle. Die untere Abtheilung wird zur secundären Mundhöhle. Die Scheidewand, die sich von den Oberkieferfortsätzen aus gebildet hat, ist der Gaumen, der später, wenn die Entwicklung der Kopfknochen bemerkbar wird, sich in den harten und den weichen Gaumen scheidet.

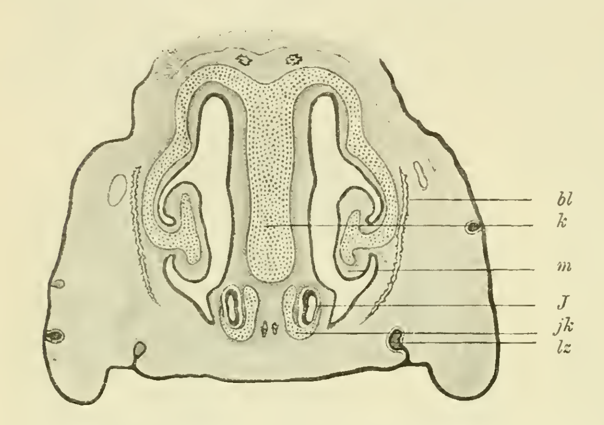


Fig. 336. **Querschnitt durch den Kopf eines Schweineembryo von 5 cm Steissscheitellänge.** *k* knorpelige Nasenscheidewand; *m* Nasenmuschel; *J* Jacobson'sches Organ mit *jk* Jacobson'schem Knorpel; *zl* Zahnleiste; *bl* Belegknochen.

Von der Gaumenspalte, welche bei jungen Embryonen den Gaumen von vorn nach hinten durchsetzt und Mund- und Nasenhöhle verbindet (Fig. 335 *), erhält sich bei den meisten Säugethieren ein kleiner Theil offen und stellt den Nasengaumengang oder den Stenson'schen Gang dar. Durch ihn kann man mit einer Sonde aus der Nasenhöhle in die Mundhöhle gelangen. Beim Menschen schliesst sich der Stenson'sche Gang noch während des embryonalen Lebens, doch erhält sich im Gaumenfortsatz des knöchernen Oberkiefers an der entsprechenden Stelle eine von Bindegewebe, Gefässen und Nerven ausgefüllte Lücke, der Canalis incisivus.

Wo Stenson'sche Gänge vorhanden sind, finden sich auch in ihrer Nähe die Jacobson'schen Organe, von denen schon früher erwähnt wurde, dass sie sich sehr früh als besondere Vertiefungen der beiden Riechgrübchen anlegen. Beim Menschen liefern sie einen feinen Schlauch, der etwas oberhalb des Canalis incisivus „dicht an der knorpeligen Nasenscheidewand in gerader Richtung nach hinten und ein wenig nach aufwärts zieht, um blind geschlossen zu enden“ (Schwalbe). Bei Säuge-

thieren ist das Organ viel besser entwickelt (Fig. 335 u. 336 *J*); es wird von einer besonderen Knorpelkapsel (JACOBSON'scher Knorpel *jk*) eingehüllt und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven, der in einem Sinnesepithel endet, welches mit dem der Regio olfactoria übereinstimmt. Häufig mündet es (z. B. bei Wiederkäuern) in den Anfang des STENSON'schen Canals ein, der sich hier als Verbindung von Nasen- und Mundhöhle offen erhält. Auch bei menschlichen Embryonen finden sich JACOBSON'sche Knorpel entwickelt, liegen aber hier in einiger Entfernung von dem gleichnamigen rudimentären Organ (RÖSE). Reste von ihnen kommen sogar noch im knorpeligen Nasengerüst des Erwachsenen vor. (SPURGAT.)

Als zweites Mittel, um die Innenfläche des Geruchsorgans zu vergrössern, führte ich die Bildung von Falten auf. Die Falten entwickeln sich bei den Säugethieren (Fig. 335 u. 336 *m*) und beim Menschen an der Seitenwand der Nasenhöhlen, verlaufen parallel zu einander von vorn nach hinten, wachsen mit ihrem freien Rande nach abwärts und werden der Form wegen, welche sie annehmen, als die drei Nasenmuscheln, sowie die Hohlräume zwischen ihnen als oberer, mittlerer und unterer Nasengang bezeichnet. Von der knorpeligen Schädelkapsel erhalten sie beim Menschen schon im zweiten Monat eine Stütze, welche später verknöchert. Bei manchen Säugethieren gewinnen die Muscheln eine complicirte Gestalt, indem sich auf der ersten Falte noch zahlreiche secundäre und tertiäre, kleinere Falten anlegen, welche sich in eigenthümlicher Weise zusammenkrümmen und einrollen. Wegen dieser complicirteren, durch die Muschelbildung hervorgerufenen Gestaltung hat das Riechsäckchen denn auch den Namen des Geruchslabyrinths erhalten.

Drittens endlich vergrössert sich die Nasenschleimhaut dadurch, dass sie Aussackungen bildet und vermittelst derselben theils in die Ethmoidalregion der Schädelkapsel, die auf frühen Entwicklungsstadien aus Knorpel besteht, theils in eine Anzahl von Belegknochen hineinwächst. Auf diese Weise entstehen die zahlreichen, kleinen Siebbeinzellen im knorpelig vorgebildeten Siebbein. Etwas später (beim Menschen im sechsten Monat) entwickelt sich eine Ausstülpung im Oberkiefer zur Highmorshöhle. Nach der Geburt endlich dringen Aussackungen noch in den Keilbeinkörper und in das Stirnbein ein und erzeugen die Sinus sphenoidales und Sinus frontales, welche aber erst ihre volle Grösse zur Zeit der Geschlechtsreife erlangen. Bei manchen Säugethieren findet die Vergrösserung der Nasenhöhle sogar noch weiter nach rückwärts bis in den Körper des Hinterhauptbeines statt (Sinus occipitales). Dadurch, dass die Nebenhöhlen der Nase Knochensubstanz verdrängen, tragen sie natürlich auch zur Verringerung des Gewichts des Kopfskelets bei.

Bei Besprechung der Geruchsorgane wäre jetzt auch noch der Entstehung der äusseren Nase mit wenigen Worten zu gedenken. Dieselbe entwickelt sich aus dem Stirnfortsatz und den als Nasenfortsätzen unterschiedenen Theilen (Fig. 331, 333, 334) dadurch, dass diese sich aus dem Niveau ihrer Umgebung immer mehr erheben. Anfangs breit und plump, wird die Nase später dünner und länger und gewinnt charakteristische Formen. Die Nasenlöcher, die bei ihrer Anlage weit aus einander stehen, rücken in der Medianebene zusammen. Während ihr Abstand, wie HIS durch Messungen gezeigt hat, bei einem fünf Wochen alten Embryo 1,7 mm beträgt, verringert er sich bei einem

sieben Wochen alten Embryo auf 1,2 mm und bei einem noch etwas älteren auf 0,8 mm. Dementsprechend verdünnt sich der mittlere Stirnfortsatz und liefert die Nasenscheidewand.

Zusammenfassung.

1) Das Geruchsorgan entwickelt sich aus zwei grubenförmigen Vertiefungen des äusseren Keimblattes, welche sich in einem grösseren Abstand von einander auf dem Stirnfortsatz bilden.

2) Die beiden Geruchsgrübchen verbinden sich auf einem weiteren Stadium mit den Winkeln der Mundhöhle durch die Nasenrinnen.

3) Die inneren und die äusseren Ränder der Geruchsgrübchen und der Nasenrinnen treten als Wülste nach aussen hervor und stellen die inneren und die äusseren Nasenfortsätze dar.

4) Durch Verwachsung der Ränder der Nasenrinnen wird das Geruchsorgan in zwei Nasengänge umgewandelt, die mit dem äusseren Nasenloch am Stirnfortsatz und mit dem inneren Nasenloch an der Decke der primitiven Mundhöhle etwas nach einwärts von der Oberlippe ausmünden.

5) Die inneren Nasenlöcher werden später spaltförmig und rücken näher an einander, indem sich die Nasenscheidewand verdünnt und zugleich etwas nach abwärts in die primitive Mundhöhle hineinwächst.

6) Der obere Theil der primitiven Mundhöhle wird mit zum Geruchsorgan hinzugezogen und dient zur Vergrösserung seiner Regio respiratoria, indem von den Oberkieferfortsätzen horizontale Leisten (die Gaumenfortsätze) nach innen dem unteren Rand der Nasenscheidewand entgegenwachsen, mit ihm verschmelzen und den harten und den weichen Gaumen erzeugen.

7) Das Geruchsorgan erfährt eine weitere Vergrösserung seiner für respiratorische Zwecke dienenden Binnenräume

a) durch Faltenbildung seiner Schleimhaut, durch welche die Nasenmuscheln entstehen,

b) durch Ausstülpungen seiner Schleimhaut in die angrenzenden Theile des knorpeligen und des knöchernen Kopfskelets (Bildung der Siebbeinzellen, der Stirn-, Keilbein- und Highmorshöhlen).

8) Am Geruchsgrübchen bildet sich frühzeitig bei menschlichen Embryonen eine besondere Vertiefung des äusseren Keimblattes als Anlage des Jacobson'schen Organs und empfängt einen besonderen Ast des Riechnerven.

9) Das Jacobson'sche Organ kommt entfernt von der Regio olfactoria an den Grund der Nasenscheidewand zu liegen.

10) Als Rest der sogenannten Gaumenspalten, der ursprünglichen, spaltförmigen Verbindungen zwischen Nasenhöhlen und secundärer Mundhöhle, erhalten sich die Stenson'schen Gänge vieler Säugethiere, die Canales incisivi des Menschen.

III. Die Entwicklung der Haut und ihrer Nebenorgane.

Nachdem wir mit den physiologisch wichtigeren Leistungen des äusseren Keimblattes, welche in der Hervorbringung des Nervensystems und der Sinnesorgane bestehen, bekannt geworden sind, gebe ich noch eine kurze Uebersicht über die Veränderungen, welche in dem übrigen Theil, den man jetzt auch als Hornblatt bezeichnet, vor sich gehen. Das Hornblatt liefert die ganze Oberhaut oder die Epidermis des Körpers und die zahlreichen und verschiedenartigen, aus ihr sich differenzirenden Organe, wie Nägel und Haare, wie Schweiss-, Talg- und Milchdrüsen.

a) Die Haut.

Die Oberhaut des Menschen ist nach den Angaben Kölliker's in den zwei ersten Monaten der Entwicklung sehr dünn und besteht nur aus zwei einfachen Lagen von Epithelzellen. Von diesen zeigt die oberflächliche Lage abgeplattete, durchsichtige, hexagonale Elemente, die tiefere Lage dagegen kleinere Zellen, so dass hierin schon eine Sonderung in eine Horn- und eine Schleimschicht angedeutet ist. Auch beginnt sich jetzt schon eine Abstossung von Epidermiszellen bemerklich zu machen. Denn bald findet man die äussere Zellenschicht wie im Absterben begriffen, mit verwischten Zellencontouren und undeutlichen Kernen, während unter ihr eine Ersatzschicht entsteht. Bei manchen Säugethieren löst sich die absterbende Schicht im Zusammenhang ab und stellt dann um den ganzen Embryo eine Zeit lang eine Art von Hülle dar, welcher Welcker den Namen Epitrichium gegeben hat, weil unter sie die hervorsprossenden Haare zu liegen kommen.

Von der Mitte des embryonalen Lebens an werden beide Lagen der Oberhaut dicker, und enthält die äusserste von ihnen Hornschüppchen, deren Kerne sich rückgebildet haben. Eine Abschuppung findet von jetzt ab in reicherem Maasse an der Oberfläche statt, während der Verlust durch Theilungsprocesse in der Schleimschicht und Umwandlung der Theilproducte in verhornte Zellen wieder ersetzt wird. In Folge dessen bedeckt sich die Oberfläche des Embryo bis zur Geburt immer mehr mit einer weissgelblichen, schmierigen Masse, der Fruchtschmiere (Smegma embryonum oder Vernix caseosa). Dieselbe besteht aus einem Gemenge von abgelösten Epidermisschüppchen und von Hauttalg, der von den mittlerweile entstandenen Hautdrüsen abgeschieden worden ist. Sie bildet namentlich an der Beugeseite der Gelenke, an Fusssohle, Handteller und am Kopf einen dickeren Ueberzug. Abgelöste Partieen desselben gerathen in das Fruchtwasser und trüben es. Endlich können sie vom Embryo ebenso wie einzelne abgelöste Wollhaare mit dem Fruchtwasser verschluckt und so zu einem Bestandtheil des im Darmcanal angehäuften Kindspechs werden.

Die Epidermis macht nur einen Bestandtheil der Haut des Erwachsenen oder des Integuments aus; den anderen an Masse überwiegenden Theil, die Lederhaut oder das Corium, liefert das Zwischenblatt oder Mesenchym. Es findet hier die gleiche Erscheinung wie an anderen Häuten und Organen des Körpers statt. Die von den primären Keimblättern abstammenden Epithellagen treten in nähere Beziehungen zu dem Mesenchym, indem sie von ihm

eine zur Stütze und Ernährung dienende, bindegewebige Grundlage erhalten. Wie sich das innere Keimblatt mit dem Zwischenblatt zur Darmschleimhaut, das epitheliale Hörbläschen mit der angrenzenden Stützsubstanz zum häutigen Labyrinth, und die epitheliale Augenblase mit der Chorioidea und Sclera zum Augapfel vereint, so verbindet sich auch hier die Epidermis mit dem Corium zur äusseren Haut.

In den ersten Monaten bildet das Corium beim Menschen eine Schicht dicht zusammenliegender, spindelförmiger Zellen und ist durch eine zarte, structurlose Grenzmembran (Basalmembran) mit glatter Fläche, wie es bei niederen Wirbelthieren dauernd der Fall ist, gegen die Oberhaut abgesetzt. Im dritten Monat sondert es sich in eigentliche Lederhaut und in das locker werdende Unterhautbindegewebe, in welchem sich bald auch einige Fettträubchen entwickeln. Letztere nehmen von der Mitte der Schwangerschaft an Zahl so zu, dass bald das Unterhautbindegewebe zu einer den ganzen Körper bedeckenden Fettschicht wird. Zu dieser Zeit geht auch die glatte Contour zwischen Ober- und Lederhaut verloren. Die Lederhaut entwickelt an ihrer Oberfläche kleine Papillen, welche in die Schleimschicht hineinwachsen und den Papillarkörper der Haut (Corpus papillare) erzeugen. Die Papillen dienen theils zur Aufnahme von capillaren Blutgefässschlingen und vermitteln so eine bessere Ernährung der Schleimschicht, theils nehmen sie die Endigungen von Tastnerven (Tastkörperchen) in sich auf und zerfallen demgemäss in Gefäss- und in Nerven-Papillen (oder Gefühlswärzchen).

Eine höhere Ausbildung erlangt die Haut der Wirbelthiere in Folge ähnlicher Processe, wie sie vom Darmcanal beschrieben worden sind. Die Epidermis vergrössert ihre Oberfläche nach aussen durch Faltenbildungen, nach innen durch Einstülpungen. Indem die aus- und eingestülpten Theile dabei auch ihre histologischen Eigenschaften in mannigfaltiger Weise verändern, entsteht eine grosse Anzahl verschiedenartiger Organe, welche in den einzelnen Wirbelthierclassen in ungleicher Weise entwickelt sind und so in erster Linie ihr äusseres Aussehen bestimmen.

Als Fortsatzbildungen nach aussen entstehen die Hautzähne und Schuppen, die Federn, Haare und Nägel. Als Einstülpungen der Oberhaut nach innen entwickeln sich die Schweiss-, Talg- und Milchdrüsen. Wir wollen mit ersteren beginnen und, um uns nicht zu weit in Einzelheiten zu verlieren, uns auf die Organe der Haut der Säugethiere beschränken.

b) Die Haare

Die am meisten charakteristischen, epidermoidalen Bildungen der Säugethiere und des Menschen sind die Haare. Ihre gewöhnliche Entwicklungsweise ist die vom Menschen bekannte. Hier wuchert die Schleimschicht am Ende des dritten embryonalen Monats an einzelnen Stellen und bildet kleine, solide Zapfen, die Haarkeime, welche sich in die unterliegende Lederhaut hineinsenken. (Fig. 337 *B hk.*) Indem diese sich weiterhin noch verlängern und an ihrem blinden Ende verdicken, nehmen sie Flaschenform an. Jetzt erfolgt ein ähnlicher Vorgang wie bei der Entstehung der Zähne. Am Grunde des Epithelzapfens geräth die angrenzende Lederhaut in Wucherung und bildet ein zellenreiches Knötchen (*pa*), das in das Epithelgewebe hineinwächst

und die Anlage der bindegewebigen und schon früh mit Blutgefässschlingen versehenen Haarpapille ist. Um den ganzen in die Tiefe gesenkten Haarkeim ordnen sich später die umgebenden Theile der Lederhaut immer deutlicher zu besonderen, theils longitudinal, theils circulär verlaufenden Faserzügen an und stellen eine besondere, mit Blutgefässnetzen versehene, ernährende Hülle, den Haarbalg, dar (Fig. 337 *C*, *D*, *hb*).

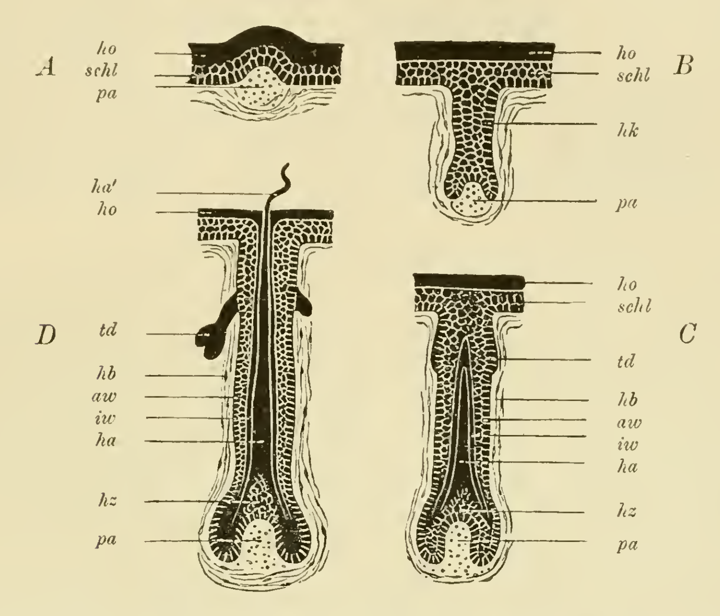


Fig. 337 *A*—*D*. **Vier Schemata zur Entwicklung der Haare. *A* Entwicklung der Haarpapille auf der freien Hautoberfläche, wie sie nach Götte bei manchen Säugethieren erfolgt. *B*, *C*, *D* drei verschiedene Stadien der Entwicklung des Haares bei menschlichen Embryonen.**
ho Hornschicht der Epidermis; *schl* Schleimschicht; *pa* Haarpapille; *hk* Haarkeim; *hz* Haarzwiebel; *ha* junges Haar; *ha'* die aus der Haartasche herausragende Spitze; *aw* äussere, *iw* innere Wurzelscheide des Haares; *hb* Haarbalg; *td* Talgdrüse.

Ein etwas abweichender Bildungsmodus der Haare ist von Reissner, Götte, Feiertag, Davies etc. bei einzelnen Säugethieren beobachtet worden. Bei diesen gibt den ersten Anstoss zur Bildung einer Haaranlage eine beschränkte Zellenwucherung der Lederhaut unmittelbar unter der Epidermis. Sie liefert einen kleinen, in letztere vorspringenden Höcker (Fig. 337 *A*), welcher nichts Anderes als die Haarpapille selber ist. Die Papille wird hierauf durch Wucherung der sie überziehenden Epidermiszellen mehr und mehr von der Oberfläche der Haut weg in die Tiefe gedrängt und findet sich schliesslich von ihrem ersten Ursprungsort weit entfernt am blinden, etwas verdickten Ende eines langen Epithelzapfens.

Das Endresultat ist somit in beiden Fällen dasselbe, nur die Zeitfolge in der ersten Anlage der Papille und des Epithelzapfens ist eine verschiedene. Hier entsteht die Papille an der Oberfläche der Haut und wird durch eine zapfenförmige Epithelwucherung in die Tiefe versenkt; dort senkt sich erst der Epithelzapfen in die Tiefe und lässt dann an seinem Grund durch

Wucherung der Lederhaut die Haarpapille entstehen. Maurer stellt die erstere Bildungsweise neuerdings wieder ganz in Abrede.

Es drängt sich hier die Frage auf, welche von diesen beiden Entwicklungsweisen für die ursprünglichere zu halten ist. Meiner Ansicht nach die Bildung der Haarpapille an der Oberfläche der Haut. Denn dies ist ohne Frage der einfachere und unvollkommenere Zustand, von welchem sich der andere ableiten und erklären lässt. In die Tiefe wurden die Haare eingesenkt zum Zweck besserer Ernährung und Befestigung. Ein Pendant liefert die Entwicklung der Zähne. Bei den Selachiern entstehen die Zähne (soweit sie sich als Schutzgebilde in der Haut entwickeln) aus Papillen, die von der Oberfläche der Lederhaut in die Epidermis hineinwachsen; bei Knochenfischen und Amphibien dagegen legen sich die Zähne, welche sich in der Mundschleimhaut über weite Strecken verbreitet vorfinden, in der Tiefe der Schleimhaut an, indem sich vom Epithel aus Zapfen in das Bindegewebe hineinsenken und hierauf erst am Grunde der Zapfen Zahnpapillen durch Wucherungsprocesse im Bindegewebe gebildet werden.

Die weitere Entwicklung der Haare geht in folgender Weise weiter vor sich: Die Epithelzellen, welche die Papille überziehen, wuchern und sondern sich in zwei Theile (Fig. 337 *C*), erstens in Zellen, die von der Papille weiter entfernt sind, eine spindelige Gestalt annehmen, sich zu einem kleinen Kegel vereinen und durch Verhornung das erste Haarspitzchen (*ha*) liefern, und zweitens in Zellen, welche die Papille unmittelbar überziehen, protoplasmatisch bleiben und das Muttergewebe, die Haarzwiebel (*hz*), darstellen, durch deren Vermittlung das Weiterwachsen der Haare geschieht. Die Zellen der Haarzwiebel, die sich durch Theilung lebhaft vermehren, setzen sich von unten an den zuerst gebildeten Theil des Haares an und tragen, indem sie verhornen, zu seiner Vergrösserung bei.

Das auf der Papille sich entwickelnde Haar liegt Anfangs ganz in der Haut verborgen und wird ringsum von den Epithelzellen des Zapfens umhüllt, an dessen Grund die erste Anlage vor sich gegangen ist. Aus dieser Umhüllung leiten sich die äussere und die innere Wurzelscheide her (Fig. 337 *C* u. *D*, *aw* u. *iw*). Von ihnen besteht die äussere (*aw*) aus kleinen, protoplasmatischen Zellen und geht nach aussen in die Schleimschicht der Epidermis (*schl*) und am entgegengesetzten Ende in die Haarzwiebel (*hz*) continuirlich über. In der inneren Wurzelscheide (*iw*) nehmen die Zellen eine abgeplattete Form an und verhornen.

In Folge des von der Zwiebel ausgehenden Wachsthums werden die jungen Haare allmählich nach der Oberfläche der Epidermis zu emporgeschoben und beginnen beim Menschen am Ende des fünften Monats nach aussen hervorzubrechen (Fig. 337 *D*, *ha'*). Sie treten schon beim Embryo immer mehr über die Hautoberfläche nach aussen hervor und rufen an manchen Stellen der Haut, wie namentlich am Kopf, einen ziemlich dichten Ueberzug hervor. Wegen ihrer geringeren Grösse und ihrer Feinheit, und da sie nach der Geburt bald ausfallen, werden sie als Wollhaar oder Lanugo bezeichnet.

Jedes Haar ist eine vergängliche Bildung von kurz zugemessener Lebensdauer. Es fällt nach einiger Zeit aus und wird durch ein neues ersetzt. Schon während des embryonalen Lebens beginnt dieser Process. Die ausfallenden Haare gerathen dann in das Amnionwasser, und indem sie mit diesem vom Embryo verschluckt

werden, machen sie einen Bestandtheil des im Darmcanal sich ansammelnden Kindspechs aus. Ein stärkerer Wechsel findet beim Menschen gleich nach der Geburt statt mit dem Ausfall der Wollhaare, die an manchen Stellen des Körpers durch eine kräftigere Behaarung ersetzt werden. Bei den Säugethieren zeigt das Ausfallen und die Neubildung der Haare eine gewisse Periodicität, welche von der wärmeren und der kälteren Jahreszeit abhängig ist. So entwickelt sich bei ihnen ein Sommer- und ein Winterpelz. Auch beim Menschen wird der Haarwechsel, wenn auch in einer minder auffälligen Weise, von den Jahreszeiten beeinflusst.

Das Ausfallen eines Haares wird durch Veränderungen des auf der Papille aufsitzenden, als Zwiebel bezeichneten Theiles eingeleitet. Der Vermehrungsprocess der Zellen, durch welchen die Anbildung neuer Hornsubstanz geschieht, hört auf; das ausfallende Haar löst sich von seinem Mutterboden ab und sieht am unteren Ende wie zerfasert aus, wird aber noch durch die fest anschliessenden Wurzelscheiden im Haarbalg so lange zurückgehalten, bis es gewaltsam herausgerissen oder durch das an seine Stelle tretende Ersatzhaar nach aussen herausgedrängt wird.

Ueber die Entwicklungsweise der Ersatzhaare gehen die Ansichten der Forscher noch aus einander. Strittig ist namentlich der eine Punkt, ob das junge Haar sich auf einer ganz neuen Papille (Stieda, Feiertag) oder wieder auf der alten anlegt (Langer, v. Ebner), oder ob sowohl das eine als das andere vorkommt (Kölliker, Unna). Mir scheint das Erstere der Fall zu sein und das Ausfallen der Haare durch eine Atrophie ihrer Papillen bedingt zu werden. Während der sich langsam vollziehenden Rückbildungsprocesse, vielleicht schon vor Eintritt derselben, leitet sich der Ersatz ein, indem an einer Stelle der äusseren Wurzelscheide, die ja aus protoplasmareichen Zellen besteht, lebhaftere Zellvermehrungen stattfinden und einen neuen Zapfen bilden, der vom Grund der alten Haaranlage aus tiefer in die Lederhaut eindringt. Am blinden Ende dieses secundären Haarkeims entwickelt sich dann von der Lederhaut her eine neue Papille, auf welcher sich das junge Haar mit seinen Scheiden neben und unter dem alten in der früher beschriebenen Weise anlegt. Wenn es mehr in die Länge zu wachsen beginnt, drängt es gegen das über ihm gelegene, alte Haar an, schiebt es aus seinen Scheiden nach aussen hervor, bis es ausfällt, und nimmt schliesslich selbst seine Stelle ein.

Nach dieser Darstellung würde zwischen Haar- und Zahnwechsel eine gewisse Aehnlichkeit herrschen, insofern in beiden Fällen von der primären Anlage aus secundäre Epithelfortsätze entstehen, an welchen sich die jungen Zahn- oder Haarpapillen anlegen, und insofern die jüngeren die älteren Bildungen durch ihr Wachsthum verdrängen.

Neben der Haarentwicklung von alten Anlagen aus wird auch von manchen Seiten (Götte, Kölliker) noch ein zweiter Bildungsmodus, den man als directen oder primären bezeichnen könnte, angenommen. Auch nach der Geburt sollen sich sowohl bei dem Menschen als bei den Säugethieren Haarkeime in derselben Weise wie beim Embryo direct von der Schleimschicht der Epidermis aus anlegen. Inwieweit, an welchen Orten und bis zu welchem Lebensjahre eine solche directe Haarbildung stattfindet, bedarf noch genauerer und eingehender Untersuchungen.

c) Die Nägel.

Ein zweites, durch Verhornung der Oberhaut entstehendes Organ ist der Nagel, welcher in vergleichend-anatomischer Hinsicht den Krallen- und Hufbildungen anderer Säugethiere entspricht. Schon bei sieben Wochen alten menschlichen Embryonen treten Wucherungen der Epidermis an den Enden der Finger auf, die sich durch Kürze und Dicke auszeichnen, ebenso an den Enden der Zehen, die in ihrer Entwicklung immer hinter den Fingern etwas zurück sind. In Folge der Wucherungen entstehen aus lockeren Epidermiszellen zusammengesetzte, krallenartige Ansätze, die von Hensen als Vorläufer der Nägel oder als Urnägel beschrieben worden sind.

An etwas älteren Embryonen der neunten bis zwölften Woche (Zander) ist die Epidermiswucherung durch eine ringförmige Einsenkung gegen ihre Umgebung abgegrenzt. Sie besteht nach der Lederhaut zu aus einer einfachen Lage grosskerniger Cylinderzellen, welche dem Rete Malpighii entspricht, aus einer zwei- bis dreifachen Lage polygonaler Stachelzellen und einer Hornschicht.

Den so durch eine Einsenkung und durch eine veränderte Beschaffenheit der Zellen markirten Bezirk nennt Zander den primären Nagelgrund und lässt ihn am Endglied einen grösseren Theil des Rückens, aber auch eine kleinere, ventrale Fläche einnehmen. Er schliesst hieraus, dass die Nägel des Menschen ursprünglich, wie die Krallen niederer Wirbelthiere, eine endständige Lage an den Zehen und den Fingern besessen und erst secundär auf die dorsale Fläche übergewandert seien. Hieraus erklärt er die Thatsache, dass die Nagelgegend von den ventralen Fingernerven versorgt wird.

Der von Zander ausgesprochenen Ansicht einer endständigen Anlage der Nägel pflichtet auch Gegenbaur bei, tritt aber seiner Annahme einer dorsalwärts vor sich gehenden Verlagerung der Nagelanlage, gestützt auf Untersuchungen von Boas, entgegen. Er unterscheidet an der Anlage der Nägel und Krallen zwei Theile (Fig. 338), die dorsal gelegene, feste Nagelplatte (*np*) und das sich ventralwärts daran

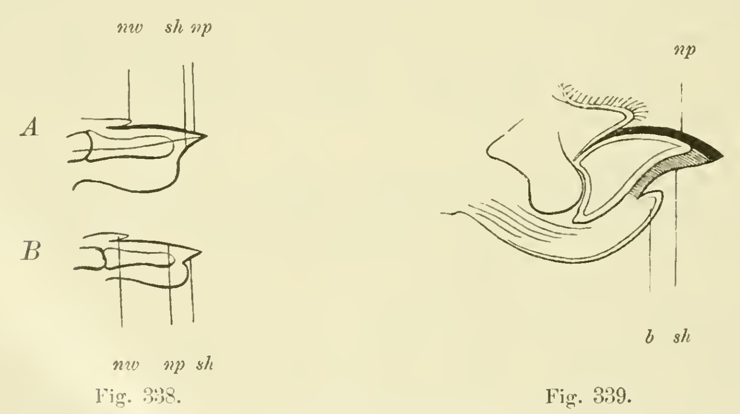


Fig. 338. Fig. 339.

Fig. 338. *A* **Längsschnitt durch die Zehe eines Cercopithecus.** *B* **Längsschnitt durch den zweiten Finger von Macacus ater.** Nach Gegenbaur. *np* Nagelplatte. *sh* Sohlenhorn. *nw* Nagelwall.

Fig. 339. **Durchschnitt durch die Zehe eines Hundes.** Nach Gegenbaur. *np* Nagelplatte. *sh* Sohlenhorn. *b* Ballen.

anschliessende Sohlenhorn (*sh*). Von ihnen nimmt das Sohlenhorn aus der kleineren, ventralen Fläche des primären Nagelgrundes seinen Ursprung. Bei krallen- und huftragenden Wirbelthieren findet es sich in grosser Ausdehnung entwickelt (Fig. 339 *sh*); beim Menschen verkümmert es und ist nur noch in ausserordentlich reduciertem Zustand als Nagelsaum nachweisbar. Darunter versteht man den saumartigen, aus einer Verdickung der Epidermis entstandenen Uebergang des Nagelbettes in die leistentragende Haut der Fingerbeere. Die Nagelplatte dagegen ist von Anfang an ausschliesslich ein Bildungsproduct der dorsalen Fläche des Nagelgrundes. Es findet daher beim Menschen ebensowenig wie bei anderen Säugethieren ein Dorsalwärtswandern der endständigen Nagelanlage, sondern nur ein Verkümmern ihres ventralen Abschnittes statt, welcher das sonst besser ausgebildete Sohlenhorn liefert.

Was nun die näheren Vorgänge der Entwicklung der Nagelplatte betrifft, so ist dieselbe bei vier Monate alten menschlichen Embryonen als eine dünne Lage platter, verhornter, fest zusammenhängender Zellen auf der dorsalen Fläche des primären Nagelgrundes oder auf dem Nagelbett nachweisbar. Hier ist sie von der Schleimschicht, welcher sie unmittelbar aufliegt, gebildet worden, wird aber eine Zeit lang noch von der dünnen Hornschicht, wie sie an der Oberhaut überall vorhanden ist, überzogen. Dieser Ueberzug, das Eponychium Unna's, geht erst am Ende des fünften Monats verloren. Doch sind schon einige Wochen vorher die Nägel, trotz ihres Ueberzuges, an ihrer weissen Farbe gegenüber der röthlichen oder dunkelrothen Farbe der umgebenden Haut leicht erkennbar. Dadurch, dass sich von der Schleimschicht des Nagelbettes neue Zellen von unten und vom hinteren Rande her ansetzen, wächst die Nagelplatte, verdickt sich und wird grösser. Sie wird jetzt von hinten nach vorn über das Nagelbett vorgeschoben und beginnt über dasselbe vom siebenten Monat an mit freiem Rande hervorzuragen.

Hiermit hat der Nagel im Wesentlichen Aussehen und Beschaffenheit wie beim Erwachsenen erhalten. Bei Neugeborenen besitzt er einen über die Fingerbeere weit vorspringenden Rand, welcher, weil embryonal früher angelegt, sowohl viel dünner als auch schmäler ist als der später gebildete, auf dem Nagelbett ruhende Theil. Der Randtheil wird daher nach der Geburt bald abgestossen.

d) Die Drüsen der Haut.

Die sich durch Einstülpung anlegenden, drüsigen Bildungen des Hornblattes sind dreifacher Art: Talgdrüsen, Schweissdrüsen und Milchdrüsen. Sie alle entstehen durch Wucherungen der Schleimschicht, welche sich als solide Zapfen in die Lederhaut einsenken und dann sich entweder nach dem tubulösen oder dem alveolären Typus weiter entwickeln.

Nach dem tubulösen Typus legen sich die Schweiss- und die Ohrenschmalzdrüsen an. Sie beginnen vom fünften Monat an von der Schleimschicht aus in die Lederhaut einzudringen, im siebenten Monat erhalten sie eine kleine Höhlung im Innern, winden sich in Folge vermehrten Längenwachsthums und krümmen sich namentlich an ihrem Ende ein, womit die erste Anlage des Knäuels gegeben ist.

Die Talgdrüsen gehören dem alveolären Typus an. Sie entwickeln sich entweder direct von der Epidermis aus, wie z. B. am rothen Lippenrand, an der Vorhaut und an der Eichel des Penis, oder sie stehen im engen Zusammenhang mit den Haaren, was das gewöhnliche Verhältniss ist. In diesem Fall legen sie sich als solide Verdickungen der äusseren Wurzelscheide nahe am Ausgang der Haartasche an, noch ehe die Haare vollständig ausgebildet sind (Fig. 337 *C, D, td*); zuerst besitzen sie eine Flaschenform, dann treiben sie einzelne seitliche Sprossen, die sich an ihren Enden kolbenartig erweitern. Eine Höhlung erhält die Drüse dadurch, dass die im Innern der Canäle gelegenen Zellen verfetten, zerfallen und als Secret nach aussen entleert werden.

Von grösserem Interesse ist die Entwicklung der Milchdrüsen, welche umfangreichere und mit einer wichtigen Function betraute, der Classe der Säugethiere eigenthümliche Organe darstellen. Von einigen Forschern werden sie den Talgdrüsen (Gegenbaur), von anderen den Schweissdrüsen (Heidenhain, Sedgwick Minot) angereiht. Von den zahlreichen Arbeiten, die über sie erschienen sind, haben besonders die vergleichend-anatomischen Untersuchungen Gegenbaur's zu werthvollen Ergebnissen geführt. An die Spitze der Betrachtung stelle ich gleich den für die weitere Beurtheilung der Befunde wichtigen Satz, dass jede Milchdrüse beim Menschen nicht ein einfaches Organ etwa wie eine Ohr- oder eine Unterkieferspeicheldrüse mit einem einfachen Ausführgang, sondern ein grösserer Drüsencomplex ist. Ihre erste Anlage ist beim menschlichen Embryo am Ende des zweiten Monats als eine auf der linken und der rechten Brustseite erscheinende, erhebliche Verdickung der Epidermis (Fig. 340) beobachtet worden. Entstanden ist dieselbe besonders durch eine Wucherung der Schleimschicht, welche sich als halbkugeliger Höcker (*df*) in die Lederhaut eingesenkt hat. Aber auch in der Hornschicht gehen später Veränderungen vor sich, indem sich dieselbe verdickt und als Hornpfropf in die Wucherung der Schleimschicht hineinragt. Gewöhnlich findet sich auf der Mitte der ganzen Epithelanlage eine kleine Grube (*g*).

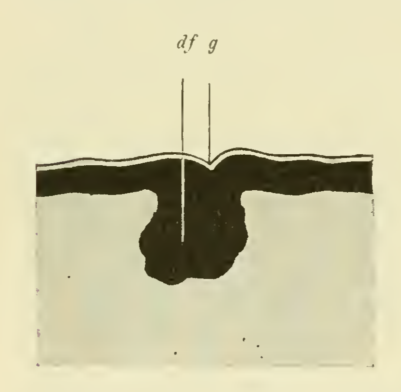


Fig. 340. **Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse eines weiblichen menschlichen Embryo von 10 cm Länge.** Nach Huss.
df Anlage des Drüsenfeldes. *g* kleine Grube auf demselben.

Bei manchen Säugethieren, die jederseits mehrere in einer Reihe hintereinander angeordnete Milchdrüsen besitzen (Schwein, Kaninchen, Katze), bildet sich links und rechts an der Bauchfläche eine von vorn nach hinten verlaufende Epidermisleiste aus. Da sie die erste gemeinsame, epitheliale Anlage des gesammten Milchdrüsenapparates ist, aus welcher sich später die einzelnen Anlagen sondern, hat sie Oscar Schultze als Milchlinie bezeichnet.

Die beim Menschen zuerst auftretende Wucherung der Epidermis stellt nun nicht etwa, wie von Rein angenommen wird, die erste Anlage des Drüsenparenchyms selbst dar, sie entspricht also nicht den Epithelzapfen, die sich bei der Entwicklung der Schweiss- und Talgdrüsen in die Lederhaut einsenken. Denn der weitere Verlauf der Entwicklung und namentlich das vergleichend-anatomische Studium lehrt, dass sich durch die Verdickung der Epidermis nur eine Hautstrecke frühzeitig abgrenzt, welche sich später zum Warzenhof und zur Papille umgestaltet und aus deren Boden erst die einzelnen, Milch liefernden Drüsen hervorsprossen.

Die Richtigkeit dieser Ansicht ergiebt sich aus folgenden Veränderungen: Bei älteren Embryonen hat sich die als linsenförmige Verdickung erscheinende Wucherung der Epidermis nach der Peripherie vergrössert und dabei abgeflacht (Fig. 341 *df*). Nach aussen wird sie zugleich schärfer abgegrenzt dadurch, dass am oberen Rand sich die

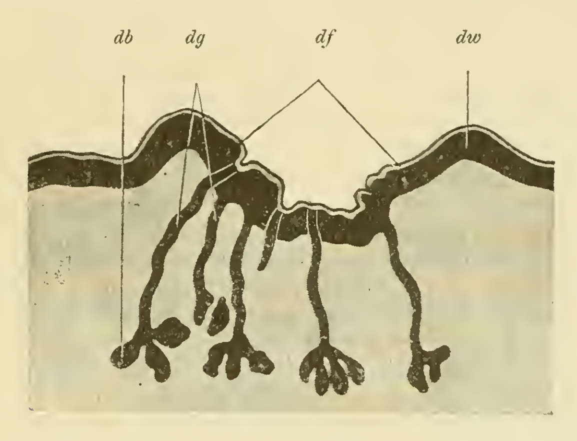


Fig. 341. **Durchschnitt durch die Anlage der Milchdrüse von einem menschlichen weiblichen Embryo von 32 cm Länge.** Nach Huss.
df Drüsenfeld. *dw* Drüsenwall. *dg* Drüsenausführgang. *db* Drüsenbläschen.

Lederhaut verdickt und zu einem Wall (Cutiswall) (*dw*) nach aussen erhoben hat. Die ganze Anlage stellt mithin jetzt eine flache Einsenkung (*df*) der Haut dar, für welche der Name Drüsenfeld ein sehr passender ist. Es wachsen nämlich frühzeitig aus dem Rete Malpighii des Drüsenfeldes solide Sprossen (*dg*) in die Lederhaut hinein, in ähnlicher Weise wie an anderen Stellen aus der Epidermis die Talgdrüsen entstehen. Im siebenten Monat sind sie schon sehr deutlich entwickelt und strahlen von der grubenförmigen Vertiefung nach unten und seitlich aus. Bis zur Geburt nimmt ihre Zahl zu, und bedecken sich die grösseren von ihnen mit soliden, seitlichen Knospen (*db*). Jeder Spross ist die Anlage einer Milch bereitenden Drüse, die sich mit einer besonderen Mündung auf dem Drüsenfeld (*df*) öffnet; jede ist in morphologischer Hinsicht, wenn auch ihre Function eine andere geworden ist, mit einer Talgdrüse, resp. Schweissdrüse (siehe Seite 496), zu vergleichen.

Der Name Drüsenfeld ist auch darum ein recht passend gewählter, weil er an die ursprünglichen Verhältnisse der Monotremen eine Anknüpfung bietet. Bei diesen Thieren nämlich findet man nicht wie bei den höher entwickelten Säugethieren einen schärfer gesonderten, einheit-

lichen Milchdrüsencomplex, sondern anstatt desselben eine etwas vertiefte, sogar mit kleinen Haaren versehene Hautstrecke, auf welcher einzelne kleine Drüsen vertheilt sind, deren Secret von den sehr unreif geborenen Jungen mit der Zunge aufgeleckt wird.

Bei den übrigen Säugethieren werden die vereinzelt auf dem Drüsenfeld ausmündenden Drüsen zu einem einheitlichen Apparat verbunden, indem sich eine Einrichtung entwickelt, die zum besseren Säugen der Jungen dient, nämlich eine Papille oder Zitze, welche alle Drüsenausführgänge in sich einschliesst und vom Mund des gesäugt werdenden Thieres umfasst wird. Beim Menschen beginnt ihre Entwicklung nach der Geburt. Das vom Cutiswall umsäumte Drüsenfeld, welches vor der Geburt zu einer Grube vertieft war, flacht sich jetzt ab, bis es in einem Niveau mit der benachbarten Haut liegt. Von dieser ist es in Folge grösseren Blutgefässreichthums und wegen der dünneren Beschaffenheit seiner Epidermis durch eine mehr röthliche Färbung unterschieden. Dann erhebt sich während der ersten Lebensjahre die Mitte des Drüsenfeldes mit den daselbst dicht bei einander zur Ausmündung gelangenden Ausführgängen (Ductus lactiferi) mehr in die Höhe und wird, indem sich noch glatte Muskelfasern in grösserer Menge in der Lederhaut anlegen, zur Saugwarze; der übrige Theil des Feldes bis zum Cutiswall wird zum Warzenhof (Areola mammae). Im weiblichen Geschlecht gehen diese Umbildungen etwas frühzeitiger als im männlichen vor sich.

Bald nach der Geburt kommt es zu Veränderungen in dem noch spärlich ausgebildeten Drüsengewebe. Es tritt eine vorübergehende, mit grösserem Blutandrang verbundene Anschwellung der Brustdrüsen ein, und durch Druck auf dieselben lässt sich eine geringe Quantität milchartiger Flüssigkeit, die sogenannte Hexenmilch, auspressen. Nach Kölliker hängt ihre Bildung damit zusammen, dass die ursprünglich solid angelegten Drüsengänge um diese Zeit eine Höhlung gewinnen, indem die central gelegenen Zellen verfetten, sich auflösen und in einer Flüssigkeit suspendirt nach aussen entleert werden. Nach Untersuchungen von Barfurth dagegen wäre die sogenannte Hexenmilch Neugeborener das Product einer echten, vorübergehenden Secretion und nach ihren morphologischen wie chemischen Bestandtheilen der eigentlichen Frauenmilch gleichartig.

Nach der Geburt bilden sich zwischen beiden Geschlechtern in der Beschaffenheit der Milchdrüse grosse Unterschiede aus. Während beim Mann das Drüsenparenchym in seiner Entwicklung stehen bleibt, beginnt es beim Weibe, besonders zur Zeit der Geschlechtsreife und mehr noch nach Eintritt einer Schwangerschaft, zu wuchern. Aus den zuerst angelegten Drüsenausführgängen sprossen zahlreiche, hohle Seitenzweige hervor, die sich mit hohen, von einem einschichtigen Cylinderepithel ausgekleideten Drüsenbläschen (Alveoli) bedecken. Gleichzeitig entwickeln sich in dem Bindegewebe zwischen den einzelnen Drüsenläppchen reichliche Inseln von Fettzellen. In Folge dessen schwillt die Gegend, an welcher sich der Milchdrüsencomplex angelegt hat, zu einem mehr oder minder weit nach aussen hervortretenden Hügel (der Mamma) an.

Zusammenfassung.

1) Die Entwicklung der Haare wird bei menschlichen Embryonen dadurch eingeleitet, dass sich Fortsätze von der Schleimschicht der Oberhaut, die Haarkeime, in die Tiefe senken.

2) Am Grund der Haarkeime legt sich durch Wucherung des Bindegewebes die blutgefässführende Haarpapille an.

3) Der epitheliale Haarkeim sondert sich:
   a) durch Verhornung eines Theils der Zellen in ein junges Haar,
   b) in eine lebhaft wuchernde, zwischen dem Haarschaft und der Papille gelegene Zellschicht, in die Haarzwiebel, welche das Material zum Wachsthum des Haares liefert,
   c) in die äussere und die innere Wurzelscheide.

4) Um den epithelialen Theil der Haaranlage bildet sich der Haarbalg aus dem umgebenden Bindegewebe.

5) Die Nägel des Menschen und die Krallen anderer Säugethiere entwickeln sich aus einer dorsalen Anlage, der Nagelplatte, und einer ventralen Anlage, dem Sohlenhorn.

6) Das Sohlenhorn verkümmert beim Menschen bis auf den Nagelsaum.

7) Die zuerst gebildete, dünne Nagelplatte wird eine Zeit lang noch von einer Schicht verhornter Zellen, dem Eponychium, überzogen, das im fünften Monat beim Menschen abgestossen wird.

8) Die Milchdrüse ist ein Complex alveolärer Drüsen.

9) Zuerst entsteht eine Verdickung der Schleimschicht der Oberhaut und wandelt sich in das später durch einen Wall von der Umgebung abgesetzte und etwas vertiefte Drüsenfeld um.

10) Vom Grund des Drüsenfeldes wachsen die Anlagen alveolärer Drüsen in grösserer Anzahl hervor.

11) Nach der Geburt erhebt sich das die Drüsenausführgänge enthaltende Drüsenfeld über die Hautoberfläche hervor und wandelt sich in die Brustwarze nebst dem Warzenhof um.

12) Nach der Geburt wird vorübergehend eine geringe Menge milchartiger Flüssigkeit, die Hexenmilch, abgesondert.

Literatur.

1) *Entwicklung des Nervensystems.*

Ahlborn. *Ueber die Bedeutung der Zirbeldrüse. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. XL. 1884.*

R. Altmann. *Bemerkungen zur Hensen'schen Hypothese von der Nervenentstehung. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Physiolog. Abth. 1885.*

R. Assheton. *On the development of the optic nerve of Vertebrates etc. Quart. J. of Microsc. Sc. N. S. Vol. XXXIV. 1893.*

Balfour. *On the development of the spinal nerves in Elasmobranch fishes. Philosoph. Transact. Vol. CLXVI. 1876.*

Derselbe. On the spinal nerves of Amphioxus. Quarterly Journal of Microscopical Science. Vol. XX. 1880.

J. Beard. *The system of branchial sense organs and their associated ganglia in Ichthyopsida. Quart. Journ. of Micr. Science. 1885. Vol. XXVI.*

Derselbe. A contribution to the morphology and development of the nervous system of Vertebrates. Anat. Anz. 1888.

Derselbe. The development of the peripheral nervous system of Vertebrates. Quart. Journ. of Micr. Science. Vol. XXIX. 1888.

Derselbe. The transient ganglion cells and their nerves in Raja batis. Anatom. Anzeiger 1892. Nr. 7 u. 8. 9 u. 10.

Bedot. *Recherches sur le développement des nerfs spinaux chez les Tritons. Recueil Zool. Suisse 1884. Desgleichen als Dissertation Genève 1884 erschienen.*

E. Béraneck. *Étude sur les replis médullaires du poulet. Recueil Zoologique Suisse. T. IV.*

Derselbe. Recherches sur le développement des nerfs crâniens chez les lézards. Recueil Zool. Suisse. I.

E. Béraneck. *Ueber das Parietalauge der Reptilien. Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch. Bd. XXI. 1888.*

Derselbe. Sur le nerf pariétal et la morphologie du troisième oeil des vertébrés. Anatom. Anzeiger 1892.

Burckhardt. *Der Bauplan des Wirbelthiergehirns. Morphol. Arbeiten Bd. 4.*

G. Chiarugi. *Lo sviluppo dei nervi vago, accessorio, ipoglosso e primi cervicali nei sauropsidi e nei mammiferi. Atti della Soc. Toscana di scienze natur. Pisa. Vol. X. 1889.*

Derselbe. Observations sur les premières phases de développement des nerfs encéphaliques chez les mammifères et, en particulier, sur la formation du nerf olfactif. Archives italiennes de Biologie. XV.

Dohrn. *Ueber die erste Anlage und Entwicklung der motorischen Rückenmarksnerven bei den Selachiern. Mitth. a. d. Zool. Station zu Neapel. Bd. VIII. 1888.*

Derselbe. Nervenfaser u. Ganglienzelle. Mittheil. aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. X.

Derselbe. Die Schwann'schen Kerne der Selachierembryonen. Anatom. Anzeiger 1892. Nr. 12.

A. Ecker. *Zur Entwicklungsgeschichte der Furchen und Windungen der Grosshirnhemisphären im Fötus des Menschen. Archiv f. Anthropologie. 1868. Bd. III.*

E. Ehlers. *Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. XXX. Suppl.*

Flechsig. *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmark des Menschen. Auf Grund entwicklungsgesch. Untersuchungen dargestellt. Leipzig 1876.*

August Froriep. *Ueber Anlagen von Sinnesorganen am Facialis, Glossopharyngeus und Vagus etc. Arch. f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1885.*

Derselbe. Ueber ein Ganglion des Hypoglossus u. Wirbelanlagen in der Occipitalregion Archiv f. Anatomie und Physiologie. Anat. Abth. 1882.

Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte der Kopfnerven. Verhandl. der Anatom. Gesellsch. München 1891.

Derselbe. Ueber die Entwicklungsgeschichte des Sehnerven. Anatom. Anz. VI. 1891.

Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Ergebn. d. Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. 3. 1893.

Goldberg. *Ueber die Entwicklung der Ganglien beim Hühnchen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII.*

Golowine. *Sur le développement du système ganglionnaire chez le poulet. Anatom. Anz. V. 1890.*

Goronowitsch. *Studien über die Entwicklung des Medullarstranges bei Knochenfischen, nebst Beobachtungen über die erste Anlage der Keimblätter und der Chorda bei Salmoniden. Morphol. Jahrb. Bd. X.*

Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung der sogenannten Ganglienleisten im Kopfe der Vogelembryonen. Morphol. Jahrb. Bd. 20.

V. Hensen. *Zur Entwicklung des Nervensystems. Virchow's Archiv. Bd. XXX. 1864.*

Derselbe. Ueber die Nerven im Schwanz der Froschlarven. Archiv f. mikroskop. Anat. Bd. IV.

Derselbe. Beitrag zur Morphologie der Körperformen und des Gehirns des menschlichen Embryos. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1877.

Oscar Hertwig u. Richard Hertwig. *Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Monographisch dargestellt. Leipzig 1878.*

His. *Zur Geschichte des menschlichen Rückenmarkes und der Nervenwurzeln. Abth. d. math.-physik. Classe d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wissensch. Nr. IV. Bd. XIII. 1886.*

Derselbe. Ueber die Anfänge des peripherischen Nervensystems. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgesch. Jahrg. 1879.

Derselbe. Ueber das Auftreten der weissen Substanz und der Wurzelfasern am Rückenmark menschlicher Embryonen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.

Derselbe. Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark. Abhandl. d. math.-phys. Classe d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XV. Nr. IV. 1889.

Derselbe. Die Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns vom ersten bis zum Beginn des dritten Monats. Abhandl. d. math.-phys. Classe d. Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissensch. Bd. XV. 1889.

Derselbe. Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1887.

Derselbe. Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1892.

His jun. *Zur Entwicklungsgeschichte des Acustico-facialis-Gebietes beim Menschen. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1889. Suppl.-Bd.*

Derselbe. Ueber die Entwicklung des Sympathicus bei Wirbelthieren mit besonderer Berücksichtigung der Herzganglien. Verhandl. der Anatom. Gesellschaft. 1892.

Ch. Julin. *De la signification morphologique de l'épiphyse des vertébrés. Bulletin scient. du département du Nord. Sér. II. X. 1888.*

A. de Klinckowström. *Le premier développement de l'oeil pinéal, l'épiphyse et le nerf pariétal chez Iguana. Anat. Anzeig. 1893. S. 289.*

v. Kölliker. *Ueber die Entwicklung der Elemente des Nervensystems. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. 1892.*

J. Kollmann. *Die Entwicklung der Adergeflechte. Ein Beitrag zur Entwicklungsgesch. des Gehirns. Leipzig 1861.*

W. Krause. *Ueber die Doppelnatur des Ganglion ciliare. Morphol. Jahrb. Bd. VII.*

Richard Kraushaar. *Die Entwicklung der Hypophysis und Epiphysis bei Nagethieren. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. XLI. (Siehe vollständiges Verzeichniss der Literatur.)*

Kupffer. *Primäre Metamerie des Neuralrohrs der Vertebraten. Sitzungsber. d. K. bair. Akademie. München. Bd. XV.*

D e r s e l b e. *Die Entwicklung von Petromyzon Planeri. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXV. 1890.*

D e r s e l b e. *Die Entwicklung der Kopfnerven der Vertebraten. Verhandl. der Anat. Gesellschaft. 1891.*

D e r s e l b e. *Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Kranioten. 1893.*

v. Lenhossék. *Zur ersten Entwicklung der Nervenzellen und Nervenfasern bei dem Vogelembryo. Verhandl. der Naturf. Gesellschaft in Basel 1890. Bd. IX.*

D e r s e l b e. *Die Entwicklung der Ganglienanlagen bei dem menschlichen Embryo. Archiv f. Anatomie u. Physiol. Anat. Abth. 1891.*

D e r s e l b e. *Beobachtungen an den Spinalganglien und dem Rückenmark von Pristiurusembryonen. Anatomischer Anzeiger. 1892.*

Leydig. *Das Parietalorgan der Reptilien und Amphibien. Biolog. Centralblatt. Bd. VIII.*

L. Löwe. *Beiträge zur Anatomie und Entwicklung des Nervensystems der Säugethiere und des Menschen. Berlin 1880.*

Marchand. *Ueber die Entwicklung des Balkens im menschlichen Gehirn. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXXVII.*

Milnes Marshall. *The development of the cranial nerves in the Chick. Quart. Journal of Microscop. Science. Vol. XVIII. New Series. 1878.*

D e r s e l b e. *On the early stages of development of the nerves in birds. Journal of Anat. and Physiol. 1877. Vol. XI.*

D e r s e l b e. *On the head cavities and associated nerves of Elasmobranchs. Quart. Journal of Microscop. Science. Vol. XXI. 1881.*

v. Mihalkovics. *Wirbelsaite und Hirnanhang. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XI. 1875.*

D e r s e l b e. *Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Nach Untersuchungen an höheren Wirbelthieren und dem Menschen dargestellt. Leipzig 1877. (Siehe Verzeichniss der älteren Literatur.)*

W. Müller. *Ueber Entwicklung und Bau der Hypophysis und des Processus infundibuli cerebri. Jen. Zeitschr. Bd. VI. 1871.*

Onodi. *Ueber die Entwicklung des sympath. Nervensystems. Arch f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXVI. 1886.*

D e r s e l b e. *Ueber die Entwicklung der Spinalganglien und der Nervenwurzeln. Internat. Monatsschrift f. Anat. u. Histologie. I.*

H. F. Osborn. *The origin of the corpus callosum, a contribution upon the cerebral commissures of the Vertebrata. Morphol. Jahrb. Bd. XII. 1887.*

Rabl. *Bemerkung über die Segmentirung des Hirns. Zool. Anz. Jahrg. VIII. 1885. pag. 192.*

Rabl-Rückhard. *Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Archiv f. Anatomie u. Physiologie. Anat. Abth. 1882.*

D e r s e l b e. *Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1883.*

D e r s e l b e. *Das gegenseitige Verhältniss der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen etc. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.*

Ramón y Cajal. *A quelle époque apparaissent les expansions des cellules nerveuses de la moëlle epinière du poulet. Anatom. Anzeiger. 1890. Jahrg. V.*

H. Rathke. *Ueber die Entstehung der Glandula pituitaria. Archiv f. Anat. u. Physiol. Bd. V. 1838.*

Reichert. *Der Bau des menschlichen Gehirns. Leipzig. 1859 u. 1861.*

Sagemehl. *Untersuchungen über die Entwicklung der Spinalnerven. Dorpat. 1882.*

chaper. *Die morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier. Morphol. Jahrb. Bd. 21.*

F. Schmidt. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Zeitschrift f. wiss. Zool. Vol. XI. 1862.*

O. Schultze. *Ueber die Entwicklung der Medullarplatte des Froscheies. Verhandl. der Phys.-med. Ges. zu Würzburg. N. F. Bd. XXIII. 1889.*
G. Schwalbe. *Das Ganglion oculomotorii. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. XIII. 1879.*
Derselbe. Lehrbuch der Neurologie. Erlangen 1880.
Sedgwick. *On the inadequacy of the cellular Theory of development and on the early development of nerves, particulary of the third nerv and of the sympathetic on Elasmobranchii. Quarterly journal of microscopical science. Vol. XXXVII. 1894.*
Baldwin Spencer. *On the presence and structure of the pineal eye in Lacertilia. Quart. Journ. of Microscopical Science. N. S. Vol. XXVII. 1886.*
Strahl u. Martin. *Die Entwicklung des Parietalauges. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1888.*
Strasser. *Alte und neue Probleme der entwicklungsgeschichtlichen Forschung auf dem Gebiete des Nervensystems. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgesch. von Merkel u. Bonnet. Bd. I. 1892.*
Suchannek. *Ein Fall von Persistenz des Hypophysenganges. Anat. Anz. Jahrgang II. Nr. 16. 1887.*
Fr. Tiedemann. *Anatomie und Bildungsgeschichte des Gehirns im Foetus des Menschen. Nürnberg 1816.*
Vignal. *Développement des éléments du système nerveux cérébro-spinal. Paris 1889.*
J. W. van Wijhe. *Ueber die Mesodermsegmente und die Entwicklung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882.*

2) Entwicklung des Auges.

A. Angelucci. *Ueber Entwicklung und Bau des vorderen Uvealtractus der Vertebraten. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XIX.*
Jul. Arnold. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874.*
Babuchin. *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Auges. Würzburger Verhandl. Bd. IV.*
Bambeke. *Contribution à l'histoire du développement de l'œil humain. Annales de la société de médecine de Gand. 1879.*
von Ewetsky. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Archiv f. Augenheilkunde. Bd. VIII. 1879.*
Falchi. *Ueber die Histogenese der Retina u. d N. opticus. Graefe's Archiv. Bd. XXXIV.*
Gottschau. *Zur Entwicklung der Säugethierlinse. Anatomischer Anzeiger. Jahrg. I. 1886.*
Fr. Keibel. *Zur Entwicklung des Glaskörpers. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1886.*
Kessler. *Untersuchungen über die Entwicklung des Auges, angestellt am Hühnchen und Triton. Dissertation. Dorpat 1871.*
Derselbe. Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.
Kölliker. *Ueber die Entwicklung der Linse. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. VI. 1855.*
Derselbe. Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorganes menschlicher Embryonen. Zum Jubiläum der Universität Zürich. Würzburg 1883.
Alexander Korányi. *Beiträge zur Entwicklung der Krystalllinse bei den Wirbelthieren. Internationale Monatsschrift f. Anatomie und Histologie. Bd. III. 1886.*
Kupffer. *Untersuchungen über die Entwicklung des Augenstiels. Sitzungsber. d. Gesellsch. f. Morphol. in München. I.*
N. Lieberkühn. *Ueber das Auge des Wirbelthierembryos. Schriften der Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. Bd. X. 1872.*
Derselbe. Zur Anatomie des embryonalen Auges. Sitzungsberichte der Gesellschaft zur Beförderung der ges. Naturwissenschaften zu Marburg. 1877.
Derselbe. Beiträge zur Anatomie des embryonalen Auges. Archiv f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Anat. Abth. Jahrg. 1879.
Manz. *Entwicklungsgeschichte des menschlichen Auges. Graefe u. Saemisch, Handbuch der Augenheilkunde. Bd. II.*
von Mihalkovics. *Ein Beitrag zur ersten Anlage der Augenlinse. Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XI. 1875.*
W. Müller. *Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbelthiere. Festgabe an Carl Ludwig. Leipzig 1874.*
Rumschewitsch. *Zur Lehre von der Entwicklung des Auges. Schriften der Gesellschaft d. Naturf. in Kiew. Bd. V. Heft 2. Russisch.*
A. Würzburg. *Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierauges. Inaug.-Diss. der Berliner Universität. 1876.*

3) Entwicklung des Gehörorgans.

Baginsky. *Zur Entwicklung der Gehörschnecke. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVIII.*
A. Boettcher. *Ueber Entwicklung u. Bau des Gehörlabyrinths. Nach Untersuchungen an Säugethieren. Verhandl. d. Kaiserl. Leop.-Carol. Acad. Bd. XXXV.*

Dreifuss. *Beiträge zur Entwicklungsgesch. des Mittelohrs und des Trommelfells des Menschen und der Säugethiere. Morpholog. Arbeiten von Schwalbe. Bd. 2.*
W. His. *Anatomie menschlicher Embryonen.*
G. Gradenigo. *Die embryonale Anlage der Gehörknöchelchen und des tubo-tympanalen Raumes. Centralbl. f. d. med. Wiss. 1886. Nr. 35.*
Derselbe. Die embryonale Anlage des Mittelohres. Die morpholog. Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mitth. aus d. embryolog. Institute der Univ. Wien. 1887.
Hasse. *Die vergleich. Morphologie u. Histologie des häutigen Gehörorgans der Wirbelthiere. Leipzig 1873.*
Hensen. *Zur Morphologie der Schnecke. Zeitschr. f. wiss. Zoologie. Vol. XIII. 1863.*
C. K. Hoffmann. *Ueber die Beziehung der ersten Kiementasche zu der Anlage der Tuba Eustachii u. des Cavum tympani. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXIII. 1884.*
Huschke. *Ueber die erste Bildungsgeschichte des Auges u. Ohres beim bebrüteten Hühnchen. Isis, von Oken, 1831 S. 950, und Ueber die erste Entwicklung des Auges. Meckel's Archiv. 1832.*
Rud. Krause. *Entwicklungsgeschichte des häutigen Bogenganges. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXXV. 1890.*
Moldenhauer. *Zur Entwicklung des mittleren und äusseren Ohres. Morphol. Jahrb. Bd. III. 1877.*
C. von Noorden. *Die Entwicklung des Labyrinths bei Knochenfischen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.*
Rabl. *Ueber das Gebiet des Nerv. facialis. Anat. Anzeiger. II. 1887.*
Reissner. *De auris internae formatione. Inaug.-Diss. Dorpat 1851.*
E. Rosenberg. *Untersuchungen über die Entwickl. des Canalis cochlearis der Säugethiere. Dorpat 1868. Inaug.-Diss.*
Rüdinger. *Zur Entwicklung der häutigen Bogengänge des inneren Ohres. Sitzungsber. der mathem.-phys. Classe d. Acad. d. Wissensch. zu München. 1888.*
Siebenmann. *Die ersten Anlagen vom Mittelohrraum u. Gehörknöchelchen des menschlichen Embryo in der 4.—6. Woche. Archiv f. Anatomie u. Entwicklungsgesch. 1894.*
Tuttle. *The relation of the external meatus, tympanum and Eustachian tube to the first visceral cleft. Proc. American Acad. arts and sc. 1883/84.*
Urbantschitsch. *Ueber die erste Anlage des Mittelohres u. d. Trommelfelles. Mitth. a. d. embryol. Institut Wien. Heft I. 1877.*

4) *Entwicklung des Geruchsorgans.*

J. Blaue. *Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen u. Amphibien etc. Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth. 1884.*
G. Born. *Die Nasenhöhlen und der Thränennasengang der Amphibien. Morphol. Jahrbuch. Bd. II. 1876.*
Derselbe. Die Nasenhöhle u. d. Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. V. 1879 u. Bd. VIII. 1883.
Dürsy. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Tübingen 1869.*
R. Fleischer. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Jacobson'schen Organs u. zur Anat. der Nase. Sitzungsber. d. Physical.-med. Societät zu Erlangen. 1877.*
Herzfeld. *Ueber das Jacobson'sche Organ des Menschen und d. Säugethiere. Zool. Jahrb. Bd. III.*
F. Hochstetter. *Ueber die Bildung der inneren Nasengänge oder primitiven Choanen. Verhandlungen der Anat. Gesellschaft. 1891.*
Derselbe. Ueber die Bildung der primitiven Choanen beim Menschen. Ebenda 1892.
Keibel. *Zur Entwicklungsgeschichte und vergleichenden Anatomie der Nase und des oberen Mundrandes bei Vertebraten. Anatom. Anzeig. 1893. S. 473.*
A. Kölliker. *Zur Entwicklung des Auges und Geruchsorgans menschlicher Embryonen. Festschrift der Schweizerischen Universität Zürich zur Feier ihres 50jähr. Jubiläums gewidmet. Würzburg 1883.*
Derselbe. Ueber die Jacobson'schen Organe des Menschen. Gratulationsschrift d. Würzb. medic. Facultät für Rinecker. 1877.
Th. Kölliker. *Ueber das Os intermaxillare des Menschen etc. Nova acta. Halle 1882.*
Legal. *Die Nasenhöhle und der Thränennasengang der amnioten Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. VIII. 1883.*
Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte des Thränennasenganges bei Säugethieren. Inaug.-Diss. Breslau.
Milnes Marshall. *The morphology of the Vertebrate olfactory organ. Quart. Journal of Microscopical Science. Vol. XIX. New Series. 1879.*
Röse. *Ueber das rudimentäre Jacobson'sche Organ der Crocodile und des Menschen. Anatom. Anzeiger. 1893. S. 458.*

Spurgat. *Die regelmässigen Formen der Nasenknorpel des Menschen in vollständig ausgebildetem Zustande. Anatomischer Anzeiger. 1893. pag. 228.*

5) Entwicklung der Haut und ihrer Organe.

Barfurth. *Zur Entwicklung der Milchdrüse. Bonn (Habicht). 1882.*
J. E. V. Boas. *Ein Beitrag zur Morphol. der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen d. Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884.*
Bonnet. *Die Mammarorgane im Lichte der Ontogenie und Phylogenie. Ergebnisse der Anat. u. Entwicklungsgesch. Bd. II. 1892.*
C. Creighton. *On the development of the mamma and of the mammary function. Journal of Anat. and Phys. Vol. XI.*
Feiertag. *Ueber die Bildung der Haare. Inaug.-Diss. Dorpat 1875.*
C. Gegenbaur. *Zur Morphologie des Nagels. Morphol. Jahrb. Bd. X. 1885.*
Derselbe. Bemerkungen über die Milchdrüsenpapillen der Säugethiere. Jen. Zeitschr. Bd. VII. 1873.
Derselbe. Zur genaueren Kenntniss der Zitzen der Säugethiere. Morphol. Jahrb. Bd. I. 1875.
Götte. *Zur Morphologie der Haare. Archiv. f. mikrosk. Anatomie. Bd. IV.*
Hensen. *Beitrag zur Morphologie der Körperform und des Gehirns des menschl. Embryos. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Anat. Abth. Leipzig 1877.*
M. Huss. *Beiträge zur Entwicklung der Milchdrüsen bei Menschen und bei Wiederkäuern. Jen. Zeitschr. Vol. VII. 1873.*
Hermann Klaatsch. *Zur Morphologie der Säugethier-Zitzen. Morphol. Jahrb. Bd. IX. 1884.*
Th. Kölliker. *Beiträge zur Kenntniss der Brustdrüse. Würzburger Verhandl. N. F. Bd. XIV. 1879.*
A. Kölliker. *Zur Entwicklungsgeschichte der äusseren Haut. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. II.*
C. Langer. *Ueber den Bau und die Entwicklung der Milchdrüsen. Denkschriften der K. Acad. d. Wiss. Wien. Vol. III. 1851.*
Maurer. *Hautsinnesorgane, Feder- und Haaranlagen etc. Morphol. Jahrb. Bd. XVIII.*
G. Rein. *Untersuchungen über die embryonale Entwicklungsgeschichte der Milchdrüse. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XX u. XXI. 1882.*
Reissner. *Beiträge zur Kenntniss der Haare des Menschen und der Thiere. Breslau 1854.*
Oscar Schultze. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Milchdrüsen. Verhandl. der Phys.-med. Gesellschaft zu Würzburg. N. F. Bd. XXVI. 1893.*
C. Toldt. *Ueber die Altersbestimmung menschlicher Embryonen. Prager med. Wochenschr. 1879.*
P. Z. Unna. *Beiträge zur Histologie und Entwicklungsgeschichte der menschlichen Oberhaut und ihrer Anhangsgebilde. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XII. 1876.*
R. Zander. *Die frühesten Stadien der Nagelentwicklung und ihre Beziehungen zu den Digitalnerven. Arch. f. Anat. u. Entwicklungsgesch. Jahrg. 1884.*

SIEBZEHNTES CAPITEL.

Die Organe des Zwischenblattes oder Mesenchyms.

Schon im ersten Theil des Lehrbuchs sind die Gründe angegeben worden, welche es nothwendig erscheinen lassen, ausser den vier epithelialen Keimblättern noch ein besonderes Zwischenblatt oder Mesenchym zu unterscheiden. Die Unterscheidung rechtfertigt sich auch durch den weiteren Fortgang der Entwicklung. Denn alle die verschiedenen Gewebe und Organe, welche sich von dem Zwischenblatt ableiten, lassen auch später noch in vielfacher Weise ihre enge Zusammengehörigkeit erkennen. In histologischer Hinsicht fasst man ja schon lange die verschiedenen Arten der Bindesubstanzen als eine Gewebsfamilie auf.

Es wird mein Bestreben sein, die Zusammengehörigkeit der Organe des Zwischenblatts und das für sie in morphologischer Hinsicht Charakteristische mehr, als es bisher in Lehrbüchern geschehen ist, zum Ausdruck zu bringen, auch in formeller Hinsicht dadurch, dass ich sie in einem Hauptabschnitt zusammenfasse und von den Organen des inneren, mittleren und äusseren Keimblattes getrennt bespreche.

Ursprünglich ist die Aufgabe des Zwischenblatts, was namentlich bei niederen Thierstämmen, wie bei den Coelenteraten, auf das Deutlichste hervortritt, eine Füll- und Stützmasse zwischen den Epithelblättern zu bilden. Daher steht es auch in seiner Ausbreitung zu diesen in enger Abhängigkeit. Wenn die Keimblätter sich nach aussen in Falten erheben, dringt es zwischen die Faltenblätter als Stützlamelle mit ein; wenn die Keimblätter nach innen sich einfalten, nimmt es die sich sondernden Theile auf, wie bei den Wirbelthieren das Nervenrohr, die quergestreiften Muskelmassen, das secretorische Drüsenparenchym, Augenbecher und Hörbläschen, und liefert ihnen eine besondere, sich ihnen anpassende Umhüllung (Hirnhäute, Perimysium, Bindesubstanz der Drüsen). In Folge dessen gestaltet sich auch das Zwischenblatt zu einem ausserordentlich complicirten Gerüste in demselben Maasse um, als die Keimblätter durch Aus- und Einfaltung und Abschnürung einzelner Theile in reicherer Weise gegliedert und in die verschiedensten Organe zerlegt werden.

Die so erzeugte Form des Zwischenblattes ist secundärer Natur, denn sie ist abhängig von der Umbildung der Keimblätter, an welche sie sich auf das Engste anschliesst. Ausserdem aber gewinnt das Zwischenblatt bei allen höheren Organismen, vornehmlich bei den Wirbelthieren,

noch durch seine eigene grosse Umbildungsfähigkeit einen verwickelten Bau, nämlich auf dem Wege histologischer Sonderung oder durch Gewebsmetamorphose. Auf diese Weise giebt es einer grossen Reihe verschiedener Organe, den knorpeligen und knöchernen Skelettheilen, den Fascien, Aponeurosen und Sehnen, den Blutgefässen und Lymphdrüsen etc. den Ursprung.

Es wird daher hier am Platze sein, etwas näher auf das Princip der histologischen Differenzirung einzugehen und namentlich zu untersuchen, in welcher Weise es bei der Entstehung gesonderter Organe im Mesenchym betheiligt ist.

Die ursprünglichste und einfachste Form des Mesenchyms ist das Gallertgewebe. Nicht nur herrscht dasselbe bei niederen Thierstämmen allein vor, sondern es entwickelt sich auch bei allen Wirbelthieren zuerst aus den embryonalen Zellen des Zwischenblattes und ist hier der Vorläufer und die Grundlage für alle übrigen Formen der Stützsubstanz. In einer homogenen, weichen, ganz durchsichtigen Grundsubstanz, welche in chemischer Hinsicht Mucin oder Schleimstoff enthält, daher in warmem Wasser und in Essigsäure nicht quillt, liegen zahlreiche Zellen in kleinen, regelmässigen Abständen von einander, schicken nach allen Richtungen reich verzweigte Protoplasmafortsätze aus und treten hierdurch mit einander in netzförmige Verbindung.

Das Gallertgewebe bleibt bei niederen Wirbelthieren, auch wenn sie ausgewachsen sind, an manchen Orten bestehen; bei den Säugethieren und dem Menschen schwindet es frühzeitig und wandelt sich in zwei höhere Formen der Stützsubstanz, entweder in fibrilläres Bindegewebe oder in Knorpelgewebe um. Das erstgenannte Gewebe entsteht, indem in die gallertige Grundsubstanz von ihren bald weiter, bald dichter gelegenen Zellen Bindegewebsfasern, die aus Collagen bestehen und beim Kochen Leim geben, ausgeschieden werden. Anfangs spärlich vorhanden, nehmen die leimgebenden Fasern an Masse bei älteren Thieren immer mehr zu. So führen vom Gallertgewebe allmählich Uebergangsformen, die als fötales oder unreifes Bindegewebe bezeichnet werden, zum reifen, fast ausschliesslich aus Fasern und ihren Bildungszellen bestehenden Bindegewebe hinüber. Dieses ist einer sehr mannigfaltigen Verwendung im Organismus fähig, je nachdem seine Fasern sich in verschiedenen Richtungen regellos durchflechten oder parallel zu einander gelagert und zu besonderen Strängen und Zügen angeordnet sind. Dadurch lässt es in Verbindung mit anderen aus den Keimblättern hervorgegangenen Theilen sehr verschiedenartige Organe zu Stande kommen. Hier bildet es eine Grundlage für flächenartig ausgebreitete Epithellagen und erzeugt mit ihnen das aus Epidermis, Lederhaut und subcutanem Bindegewebe zusammengesetzte Integument, die verschiedenen Schleimhäute und die serösen Häute. Dort verbindet es sich mit quergestreiften Muskelmassen, ordnet sich unter dem Zug derselben in parallel angeordnete, straffe Faserbündel um und liefert Sehnen und Aponeurosen. Wieder an anderen Orten gestaltet es sich zu festen, bindegewebigen Blättern, die zur Trennung oder Umhüllung von Muskelmassen dienen, zu den Zwischenmuskelbändern und Muskelbinden.

Das zweite Umwandlungsproduct des primären Mesenchyms, der Knorpel, entwickelt sich in der Weise, dass an einzelnen Stellen das embryonale Gallertgewebe durch Wucherung zellenreicher wird, und dass die Zellen Chondrin oder Knorpelgrundsubstanz zwischen sich ausscheiden. Die durch den Verknorpelungsprocess entstandenen Theile übertreffen

an Festigkeit die übrigen Arten der Stützsubstanz, das gallertige und das leimgebende Zwischengewebe, in erheblicher Weise; sie sondern sich von ihrer weicheren Umgebung schärfer ab und werden vermöge ihrer besonderen physikalischen Eigenschaften zur Uebernahme besonderer Functionen geeignet. Theils dienen die Knorpel zum Offenhalten von Canälen (Knorpel des Kehlkopfes und Bronchialbaums), theils zum Schutze lebenswichtiger Organe, um welche sie eine feste Hülle bilden (knorpelige Schädelkapsel, Labyrinthkapsel, Wirbelcanal etc.), theils zur Stütze von Fortsatzbildungen der Körperoberfläche (Extremitätenknorpel, Kiemenstrahlen etc.). Zugleich bieten sie feste Angriffspunkte für die in das Mesenchym eingebetteten Muskelmassen, von denen benachbarte Theile mit ihnen in festere Verbindung treten. Auf diese Weise ist durch histologische Metamorphose ein gesonderter Skeletapparat entstanden, der in demselben Maasse an Complication zunimmt, als er mannigfachere Beziehungen zur Musculatur gewinnt.

Knorpel- und Bindegewebe endlich sind abermals einer histologischen Metamorphose fähig, indem sich aus ihnen unter Abscheidung von Kalksalzen die letzte Form der Stützsubstanz, das Knochengewebe, entwickelt. Es giebt also Knochen, die aus einer knorpeligen, und andere, die aus einer bindegewebigen Grundlage entstanden sind. Mit ihrem Auftreten wird der Skeletapparat bei den Wirbelthieren seiner höchsten Vollendung entgegengeführt.

Wenn schon das Mesenchym durch diese Vorgänge einen ausserordentlich hohen Grad von Gliederung und eine grosse Vielgestaltigkeit erfahren hat, so sind hiermit die histologischen Sonderungsprocesse, die sich in ihm abspielen, gleichwohl noch nicht erschöpft. Um beim Stoffwechsel des Organismus die Vermittlerrolle zu spielen und sowohl den einzelnen Organen die Nahrungssäfte zuzuführen, als auch die bei den chemischen Processen in den Geweben unbrauchbar gewordenen Stoffe, sowie die überschüssigen Säfte wieder wegzuleiten, sind in der gallertigen oder bindegewebigen Grundsubstanz Canäle und Lücken entstanden, in welchen sich Blut und Lymphe fortbewegen. Aus diesen ersten Anfängen ist ein sehr zusammengesetzter Apparat von Organen hervorgegangen. Es stellen die grösseren Hohlräume Arterien und Venen dar und haben eigenartig gebaute, mit glatten Muskelzellen und elastischen Fasern ausgestattete, dickere Wandungen erhalten, an denen sich drei verschiedene Schichten als Tunica intima, media und adventitia unterscheiden lassen. Ein kleiner Theil der Blutbahn, durch Reichthum an Muskelzellen besonders ausgezeichnet, ist zu einem Fortbewegungsapparat der Flüssigkeit, dem Herzen, geworden. Die in dem Flüssigkeitsstrom des Körpers kreisenden Elementartheile, Blut- und Lymphzellen, bedürfen, je complicirter der Stoffwechsel wird, um so mehr der Erneuerung. Dies führt zur Entstehung besonderer, als Brutstätte für Lymphkörperchen dienender Organe. Im Verlauf der Lymphgefässe und Lymphspalten finden an einzelnen Stellen im Bindegewebe besonders intensive Zellenwucherungen statt. Die bindegewebige Gerüstsubstanz nimmt hier die besondere Modification des reticulären oder adenoiden Gewebes an. Der sich bildende Ueberschuss an Zellen tritt in die vorbeifliessende Lymphbahn über. Je nachdem die lymphoiden Organe einen einfacheren oder zusammengesetzteren Bau aufweisen, werden sie als solitäre und aggregirte Follikel, als Lymphknoten und Milz unterschieden.

Endlich bildet sich an sehr vielen Stellen des Zwischenblattes, wie namentlich im ganzen Verlauf des Darmcanals, glattes Muskelgewebe aus.

Nach diesem kurzen Ueberblick über die Differenzirungsprocesse im Zwischenblatt, welche in erster Reihe histologischer Art sind, wende ich mich zur speciellen Entwicklungsgeschichte der aus ihm hervorgehenden Organsysteme, des Blutgefäss- und des Skeletsystems.

Erster Abschnitt.

Die Entwicklung des Blutgefässsystems.

Ueber die allererste Anlage der Blutgefässe und des Blutes wurde schon im ersten Theil des Lehrbuchs gehandelt. Es wird daher hier unsere Aufgabe sein, uns mit den specielleren Verhältnissen des Gefässsystems zu beschäftigen, mit der Entstehung des Herzens und der Hauptgefässbahnen, mit den besonderen Formen, welche der Kreislauf in den verschiedenen Entwicklungsstadien zeigt und welche von der Ausbildung der embryonalen Hüllen abhängig sind. Ich werde hierbei die ersten grundlegenden Entwicklungsprocesse und die sich anschliessenden Veränderungen, aus denen sich dann der definitive Zustand herausbildet, sowohl für das Herz als das Gefässsystem getrennt besprechen.

A. Die ersten Entwicklungszustände des Gefässsystems.

a) Des Herzens.

Das Gefässsystem der Wirbelthiere lässt sich auf eine sehr einfache Grundform zurückführen, nämlich auf zwei Blutgefässstämme, von denen der eine oberhalb, der andere unterhalb des Darms in der Längsrichtung des Körpers verläuft. Der dorsale Längsstamm, die Aorta, liegt in dem Ansatz des dorsalen Mesenteriums, durch welches der Darm an der Wirbelsäule befestigt ist, der andere Stamm dagegen ist in das ventrale Mesenterium eingebettet, soweit überhaupt ein solches bei den Wirbelthieren noch zur Anlage kommt; er wandelt sich fast ganz zum Herzen um. Das Herz ist daher nichts Anderes als ein eigenartig entwickelter, mit besonders starken Muskelwandungen versehener Theil eines Hauptblutgefässes.

In der ersten Anlage des Herzens sind zwei verschiedene Typen zu unterscheiden, von denen sich der eine bei den Selachiern, Ganoiden, Amphibien und Cyclostomen, der andere bei den Knochenfischen und den höheren Wirbelthieren, den Reptilien, Vögeln und Säugethieren, vorfindet.

Zur Beschreibung des ersten Typus wähle ich als Beispiel die Herzentwicklung der Amphibien, über welche genaue Darstellungen von Rabl und Schwink veröffentlicht worden sind.

Bei den Amphibien legt sich das Herz sehr weit vorn am embryonalen Körper, unterhalb des Schlunddarmes oder der Kopfdarmhöhle (Fig. 342 und 343) an. Bis in diese Gegend dehnt sich die embryonale Leibeshöhle (*lh*) aus und erscheint auf dem Querschnitt zu beiden Seiten der Medianebene als ein enger Spalt. Beide Hälften der Leibeshöhle werden durch ein ventrales Gekröse (*vhg*) von einander getrennt, durch welches die untere Fläche des Schlunddarmes mit der Rumpfwand verbunden ist. Untersuchen wir das ventrale Gekröse genauer, so sehen

wir, dass in seiner Mitte die beiden Mittelblätter, aus denen es sich entwickelt hat, aus einander weichen und einen kleinen Hohlraum (*h*), die primitive Herzhöhle, hervortreten lassen. Diese wird von einer einfachen Zellenlage umgeben, welche sich später zum inneren Herzhäutchen oder zum Endocard (*end*) entwickelt[1]). Nach aussen davon sind

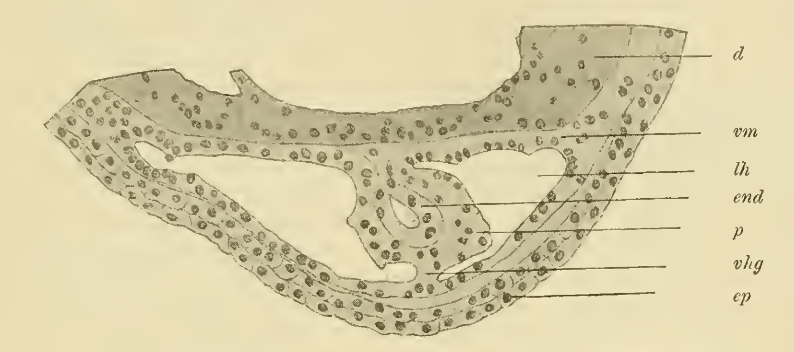


Fig. 342. **Querschnitt durch die Herzgegend von einem Embryo von Salamandra maculosa, bei welchem der vierte Schlundbogen angedeutet ist.** Nach Rabl.

d Darmepithel. *vm* viscerales Mittelblatt. *ep* Epidermis. *lh* vorderer Theil der Leibeshöhle (Herzbeutelbrusthöhle). *end* Endocard. *p* Pericard. *vhg* vorderes Herzgekröse (Mesocardium anterius).

die angrenzenden Zellen des mittleren Keimblattes verdickt; sie liefern das Material, aus welchem die Herzmusculatur (das Myocard) und die oberflächliche Herzhaut (Pericardium viscerale) entsteht. Oben und unten wird die Herzanlage einerseits an dem Schlunddarm (*d*), andererseits an der Rumpfwand durch den Rest des Gekröses befestigt, der sich als ein dünnes Häutchen erhält. Wir bezeichnen diese beiden Partieen als die Aufhängebänder des Herzens, als hinteres und vorderes Herzgekröse (*hhg*, *vhg*) oder als Mesocardium posterius und anterius. Von einem Herzbeutel ist zu dieser Zeit noch nichts zu sehen, wenn wir nicht als solchen den vorderen Abschnitt der Leibeshöhle bezeichnen wollen, aus welchem sich, wie der weitere Verlauf lehren wird, hauptsächlich der Herzbeutel herleitet.

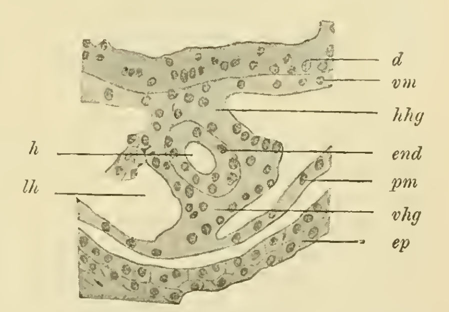


Fig. 343. **Querschnitt aus derselben Serie, von der ein Schnitt in Fig. 342 dargestellt worden ist.** Nach Rabl.

d Darmepithel. *vm*, *pm* viscerales, parietales Mittelblatt. *hhg*, *vhg* hinteres, vorderes Herzgekröse. *end* Endocard. *h* Herzhöhle. *lh* vorderer Theil der Leibeshöhle. *ep* Epidermis.

B e i m z w e i t e n T y p u s nimmt das Herz aus 2 getrennten, weit von einander abstehenden Hälften seine Entstehung, wie die Befunde beim Hühnchen und Kaninchen aufs Deutlichste lehren.

[1]) Ueber den Ursprung vom Endothelschlauch des Herzens vergleiche man die auf Seite 193 mitgetheilten Beobachtungen.

Beim Hühnchen lassen sich die ersten Spuren der Anlage schon frühzeitig bei Embryonen mit 4—6 Ursegmenten nachweisen. Sie erscheinen hier zu einer Zeit, wo die verschiedenen Keimblätter noch flächenartig ausgebreitet sind, zu einer Zeit, wo erst der vordere Theil der embryonalen Anlage sich als kleiner Kopfhöcker abzusetzen beginnt und die Kopfdarmhöhle noch in der ersten Entwicklung begriffen ist. Wie schon früher hervorgehoben, entwickelt sich die Darmhöhle beim Hühnchen dadurch, dass sich die Darmplatten zusammenlegen und einander entgegenwachsen. Untersucht man nun die Firsten der eben in Bildung begriffenen Darmfalten näher (Fig. 344 *A df*), so bemerkt man, dass an ihnen das viscerale Mittelblatt etwas verdickt ist, sich aus grösseren Zellen zusammensetzt und von dem Darmdrüsenblatt durch einen wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt wird. In letzterem liegen einige isolirte Zellen, die später eine kleine Höhle, die primitive Herzhöhle (*h*), umgrenzen. Hierbei nehmen die Zellen eine mehr endotheliale Beschaffenheit an. Während die Darmfalten einander entgegenwachsen, vergrössern sich die beiden Endothelschläuche und treiben den verdickten Theil des visceralen Mittelblattes vor sich her, so dass er einen flachen, wulstartigen Vorsprung in die primitive Leibeshöhle bildet. Diese dehnt sich auch bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere nach vorn in der embryonalen Anlage, gleichwie bei den Amphibien, bis zum letzten Schlundbogen aus und hat hier den besonderen Namen der Halshöhle oder Parietalhöhle erhalten.

Bei älteren Embryonen (Fig. 344 *B*) haben sich die beiden Darmfalten in der Medianebene mit ihren Firsten getroffen, wobei natürlich auch die beiden Herzschläuche nahe an einander gerückt sind. Es tritt dann ein Verschmelzungsprocess zwischen den entsprechenden Theilen der beiden Darmfalten ein.

Zuerst verschmelzen die Darmdrüsenblätter unter einander. Auf diese Weise entsteht (Fig. 344 *B*) unter der Chorda dorsalis (*ch*) die Kopfdarmhöhle (*d*); sie löst sich darauf vom übrigen Theile des Darmdrüsenblattes (Fig. 344 *C db*) ab, welcher dem Dotter aufliegen bleibt und zum Dottersack wird. Unter der Kopfdarmhöhle sind die beiden Herzschläuche nahe zusammengerückt, so dass ihre beiden Hohlräume nur noch durch ihre eigene Endothelwand von einander getrennt werden. Durch Einreissen derselben geht bald aus ihnen ein einfacher Herzschlauch (*h*) hervor. Er wird nach der Leibeshöhle zu vom visceralen Mittelblatt (mk^2) überzogen, dessen Zellen sich im Bereich der Herzanlage durch grössere Länge auszeichnen und das Material für die Herzmusculatur liefern, während das innere, endotheliale Häutchen nur zum Endocard wird.

Die ganze Herzanlage liegt, wie bei den Amphibien, in einem ventralen Mesenterium, dessen oberer Theil, der vom Herzen zur Kopfdarmhöhle reicht (Fig. 344 *C* †), auch hier als dorsales Herzgekröse oder Mesocardium posterius, und dessen unterer ventraler Theil (*) als Mesocardium anterius bezeichnet werden kann. Das letztere bildet sich bei den Hühnerembryonen, sowie sich der Herzschlauch zu verlängern und s-förmig zu krümmen beginnt, sehr frühzeitig zurück.

Aehnliche Befunde liefern Durchschnitte durch acht und neun Tage alte Kaninchenembryonen. Bei diesen sind die paarigen Anlagen des Herzens sogar noch früher und deutlicher entwickelt als beim Hühnchen, schon zu einer Zeit, wo das flächenartig ausgebreitete Darmdrüsenblatt sich noch nicht einzufalten begonnen hat. Auf dem Durch-

schnitt (Fig. 346) sieht man in einem kleinen Bezirk in einiger Entfernung von der Medianebene die Darmplatte von der Rumpfplatte durch einen kleinen Spaltraum (*ph*), welcher das vordere Ende der

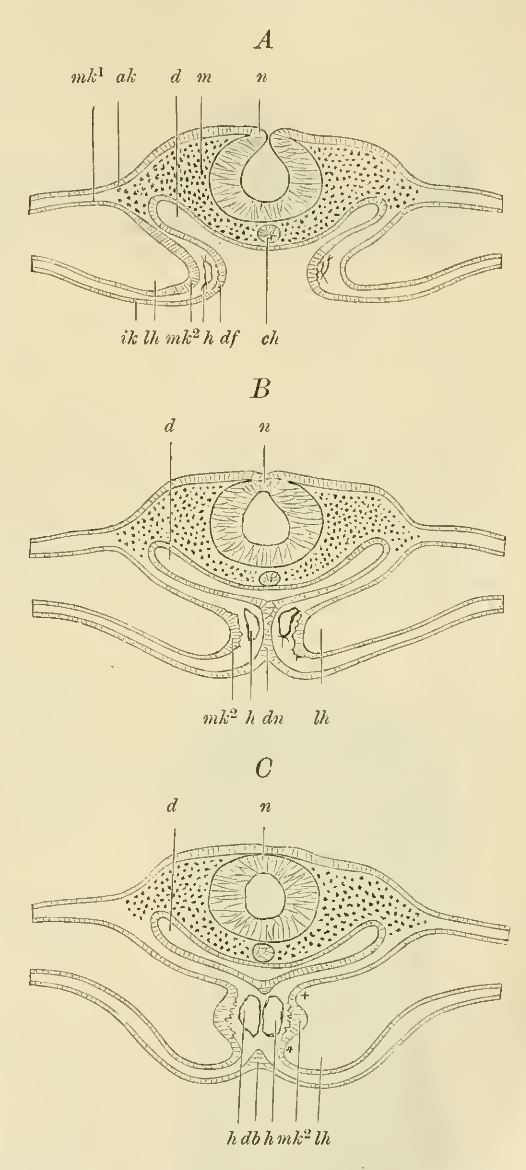


Fig. 344. **Drei Schemata, um die Bildung des Herzens beim Hühnchen zu erläutern.** *n* Nervenrohr. *m* Mesenchym des Kopfes. *d* Darmhöhle. *df* Falten der Darmplatte, in denen sich die Endothelsäckchen des Herzens anlegen. *h* Endothelsäckchen des Herzens. *ch* Chorda. *lh* Leibeshöhle. *ak*, *ik* äusseres, inneres Keimblatt. mk^1 parietales Mittelblatt. mk^2 viscerales Mittelblatt, aus dessen verdickter Stelle sich die Herzmusculatur entwickelt. *dn* Darmnaht, in welcher die beiden Darmfalten verschmolzen sind. *db* Theil des Darmdrüsenblattes, der sich vom Epithel der Kopfdarmhöhle in der Darmnaht abgetrennt hat und dem Dotter aufliegt. † dorsales Mesocardium oder Herzgekröse. * ventrales Herzgekröse.

A Das jüngste Stadium zeigt die Einfaltung der Darmplatte, in Folge deren sich die Kopfdarmhöhle bildet. In den Firsten der Darmfalten haben sich zwischen innerem Keimblatt und visceralem Mittelblatt die beiden Endothelsäckchen des Herzens angelegt.

B Etwas älteres Stadium. Die beiden Darmfalten (*A df*) sind in der Darmnaht *dn* zusammen getroffen, so dass beide Endothelsäckchen des Herzens in der Medianebene unterhalb der Kopfdarmhöhle dicht zusammen liegen.

C Aeltestes Stadium. Der die Kopfdarmhöhle (*d*) auskleidende Theil des Darmdrüsenblattes hat sich in der Darmnaht (*B dn*), vom übrigen Theil des Darmdrüsenblattes, der dem Dotter aufliegt (*db*), abgetrennt, so dass beide Endothelsäckchen des Herzens an einander stossen und etwas später verschmelzen. Sie liegen in einem von den visceralen Mittelblättern gebildeten Herzgekröse, Mesocardium, an welchem man einen oberen und unteren Theil (Mesocardium superius † und Mesocadium inferius *) unterscheiden kann. Durch das Herzgekröse wird die primitive Leibeshöhle vorübergehend in zwei Abtheilungen getrennt.

primitiven Leibeshöhle ist, getrennt. An dieser Stelle ist das viscerale Mittelblatt (*ahh*) vom Darmdrüsenblatt (*sw*) etwas abgehoben, so dass es einen Vorsprung in die Leibeshöhle (*ph*) bedingt. Hier entwickelt sich zwischen beiden Blättern ein kleiner Hohlraum, der von einer

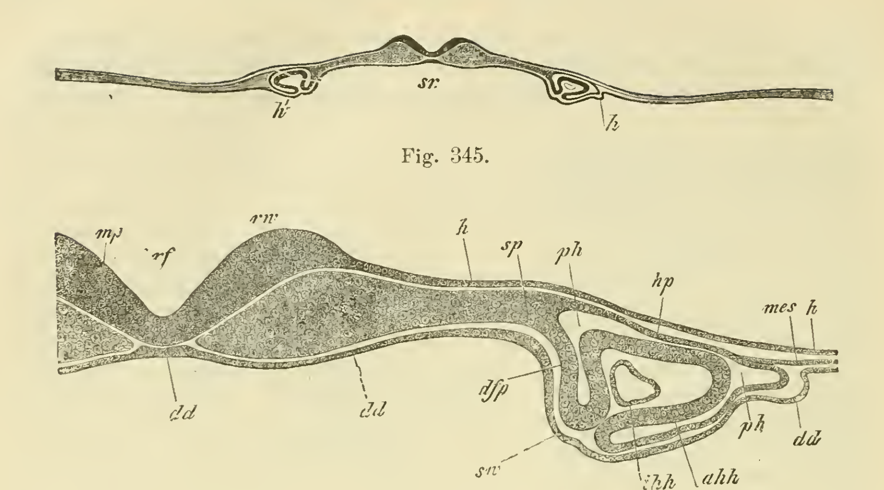


Fig. 345.

Fig. 346.

Fig. 345, 346. **Querschnitt durch den Kopf eines Kaninchens von gleichem Alter wie Fig. 347.** Aus Kölliker.

Fig. 346 ist ein Theil von Fig. 345 in stärkerer Vergrösserung.

rf Rückenfurche. *mp* Medullarplatte. *rw* Rückenwulst. *h* äusseres Keimblatt. *dd* inneres Keimblatt. *dd'* Chordaverdickung desselben. *sp* ungetheiltes Mittelblatt. *hp* parietales, *dfp* viscerales Mittelblatt. *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle. *ahh* Muskelwand des Herzens. *ihh* Endothelschicht des Herzens. *mes* seitliches, ungetheiltes Mittelblatt. *sw* Darmfalte, aus der sich die ventrale Schlundwand bildet.

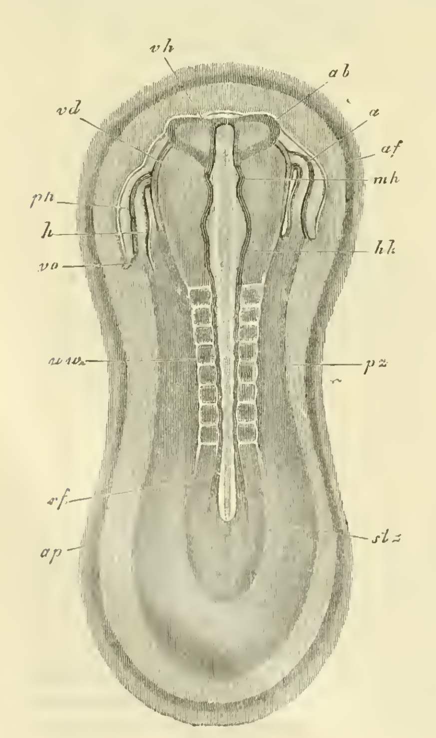


Fig. 347. **Kaninchenembryo des neunten Tages, von der Rückenseite gesehen.** Nach Kölliker. 21fach vergrössert.

Man unterscheidet die Stammzone (*stz*) und die Parietalzone (*pz*). In der ersteren haben sich 8 Paar Ursegmente zur Seite der Chorda und des Nervenrohrs angelegt.

ap heller Fruchthof. *rf* Rückenfurche. *vh* Vorderhirn. *ab* Augenblasen. *mh* Mittelhirn. *hh* Hinterhirn. *uw* Ursegment. *stz* Stammzone. *pz* Parietalzone. *h* Herz. *ph* Pericardialtheil der Leibeshöhle. *vd* durchschimmernder Rand der vorderen Darmpforte. *af* Amnionfalte. *vo* Vena omphalomesenterica.

Endothelmembran (*ihh*) umgeben ist, das primitive Herzsäckchen. Bei ihrem ersten Auftreten liegen die beiden Herzhälften sehr weit aus einander. Sie sind sowohl auf dem bei sehr geringer Vergrösserung gezeichneten Querschnitt (Fig. 345), als auch auf dem Flächenbild eines Kaninchenembryo (Fig. 347) an der mit *h* bezeichneten Stelle zu sehen. Später rücken sie in derselben Weise wie beim Hühnchen

durch Einfaltung der Darmplatten zusammen und kommen an die untere Seite der Kopfdarmhöhle zu liegen, wo sie verschmelzen und durch ein dorsales und ventrales Gekröse oben und unten vorübergehend befestigt sind.

Bei den eben skizzirten Entwicklungsprocessen lässt sich die Frage aufwerfen: in welchem Verhältniss die paarige und die unpaare Anlage des Herzens zu einander stehen. Hierauf ist zu erwidern, dass die unpaare Anlage des Herzens, welche sich bei den niederen Wirbelthieren vorfindet, auch als die ursprüngliche zu betrachten ist. Auf sie lässt sich die doppelte Herzbildung, so abweichend sie auch auf den ersten Blick zu sein scheint, doch in ungezwungener Weise zurückführen.

Ein einfacher Herzschlauch kann sich bei den höheren Wirbelthieren deswegen nicht entwickeln, weil zur Zeit, wo seine Bildung erfolgt, ein Kopfdarm noch gar nicht existirt, sondern nur die Anlage dazu in dem flächenhaft ausgebreiteten Darmdrüsenblatt gegeben ist. Es sind die Theile, welche die ventrale Wand des Kopfdarmes später ausmachen und in welchen sich das Herz entwickelt, noch in zwei Bezirke getrennt; sie liegen noch links und rechts in einiger Entfernung von der Medianebene. Wenn daher zu dieser Zeit schon die Herzbildung vor sich gehen soll, so muss sie in den getrennten Bezirken erfolgen, welche sich beim Einfaltungsprocess zum einfachen, ventralen Bezirk verbinden. Es müssen also zwei Gefässhälften entstehen, die gleich den beiden Darmfalten nachträglich verschmelzen.

Mag das Herz in dieser oder jener Weise entstanden sein, in beiden Fällen stellt es eine Zeit lang einen geraden, ventral vom Kopfdarm gelegenen Schlauch dar und setzt sich aus zwei in einander gesteckten Röhren zusammen, welche durch einen grösseren, wohl mit gallertiger Grundsubstanz gefüllten Zwischenraum getrennt sind. Das innere Endothelrohr wird zum Endocard, das äussere Rohr, das sich vom visceralen Mittelblatt ableitet, liefert die Grundlage für das Myocard und das die Herzoberfläche überziehende Pericard.

b) Die ersten Entwicklungszustände der grossen Gefässe. Dotterkreislauf, Allantois- und Placentarkreislauf.

An beiden Enden setzt sich das Herz sowohl nach vorn als nach hinten in Blutgefässstämme fort, die sich gleichzeitig mit ihm angelegt haben. Das vordere oder arterielle Ende des Herzschlauchs verlängert sich in ein unpaares Gefäss, den Truncus arteriosus, der noch unterhalb der Kopfdarmhöhle nach vorn verläuft. Derselbe theilt sich in der Gegend des ersten Schlundbogens in zwei Schenkel, welche von links und rechts her die Kopfdarmhöhle umfassen und zur Rückenfläche des Embryo im Bogen emporsteigen. Hier biegen sie um und verlaufen dann in der Längsachse des embryonalen Körpers bis zum Schwanzende nach rückwärts. Die beiden Gefässe sind die primitiven Aorten (Fig. 133 u. 142 *ao*); sie nehmen oberhalb des Darmdrüsenblattes, zu beiden Seiten der Chorda dorsalis, ihren Weg unter den Ursegmenten. Sie geben seitliche Aeste ab, unter denen sich bei den Amnioten die Arteriae omphalo-mesentericae durch bedeutendere Grösse auszeichnen. Diese begeben sich zum Dottersack und führen zum grössten

Theil das Blut aus den beiden primitiven Aorten in den Gefässhof hinein, wo es den Dotterkreislauf durchmacht.

Beim Hühnchen, dessen Verhältnisse ich der Darstellung zu Grunde legen will (Fig. 348), verlassen die beiden Dotterarterien *R.Of.A*, *L.Of.A* die Aorten in einiger Entfernung von ihrem Schwanzende und treten zwischen Darmdrüsenblatt und visceralem Mittelblatt seitwärts aus der

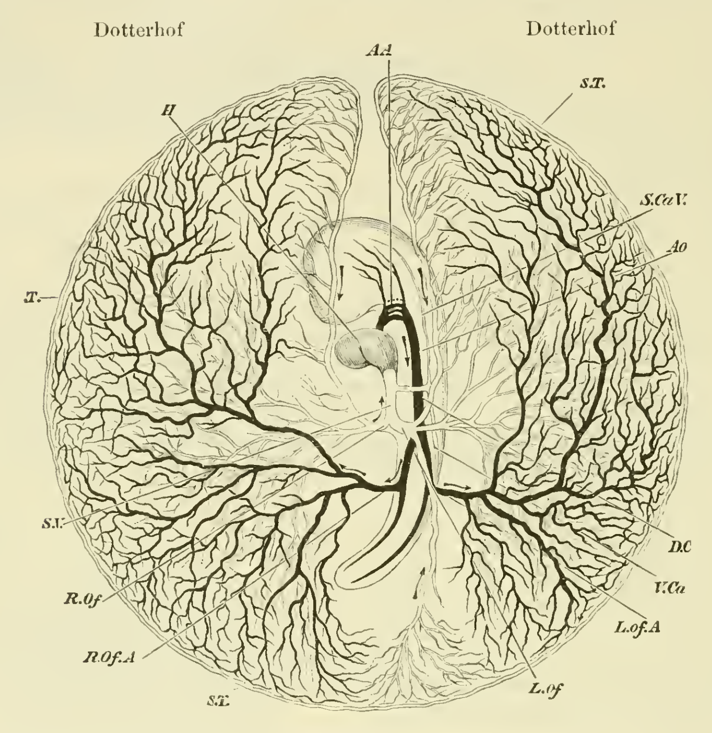


Fig. 348. **Schema des Gefässsystems des Dottersacks am Ende des dritten Brüttages.** Nach Balfour.

Die ganze Keimhaut ist vom Ei abgelöst und in der Ansicht von unten dargestellt. Daher erscheint rechts, was eigentlich links ist, und umgekehrt. Der Theil des dunklen Fruchthofes, in welchem sich das dichte Gefässnetz gebildet hat, ist nach aussen durch den Sinus terminalis scharf abgegrenzt und stellt den Gefässhof her; nach aussen von ihm liegt der Dotterhof. Die Umgebung des Embryo ist frei von einem Gefässnetz und wird nach wie vor als heller Fruchthof unterschieden.

H Herz. *AA* Aortenbogen. *Ao* Rückenaorta. *L.of.A* linke, *R.Of.A* rechte Dotterarterie. *S.T* Sinus terminalis. *L.Of* linke, *R.Of* rechte Dottervene. *S.V* Sinus venosus. *D.C* Ductus Cuvieri. *S.Ca.V* obere, *V.Ca* untere Cardinalvene. Die Venen sind hell gelassen; die Arterien schwarz schattirt.

embryonalen Anlage in den hellen Fruchthof hinein, durchsetzen ihn und vertheilen sich im Gefässhof. Sie lösen sich hier in ein enges Netz von Gefässröhren auf, die, wie ein Durchschnitt (Fig. 142) zeigt, zwischen dem Darmdrüsenblatt und visceralen Mittelblatt im Mesenchym liegen und nach aussen gegen den Dotterhof durch ein grösseres Randgefäss (Fig. 348 *ST*), den Sinus terminalis, scharf abgegrenzt sind. Letzterer bildet einen überall geschlossenen Ring mit Ausnahme einer kleinen Stelle, die nach vorn und da gelegen ist, wo sich die vordere Amnionscheide entwickelt hat.

Aus dem Gefässhof sammelt sich das Blut in mehreren grösseren Venenstämmen, durch die es zum embryonalen Herzen zurückgeführt wird. Aus dem vorderen Theile des Randsinus strömt es in die beiden Venae vitellinae anteriores, die zu beiden Seiten der Embryonalanlage in gerader Richtung von vorn nach hinten ziehen und aus dem Gefässnetz auch seitliche Aeste in sich aufzunehmen. Aus dem hinteren Theil des Randsinus nehmen das Blut die zwei Venae vitellinae posteriores auf, von denen die auf der rechten Seite gelegene stärker ist als die linke, welche sich später mehr und mehr zurückbildet. Von der Seite kommen ebenfalls noch stärkere Sammelgefässe her, die V. vitellinae laterales. Alle diese Dottervenen vereinigen sich nun in der Mitte des embryonalen Körpers jederseits zu einem unpaaren, starken Stamm, der Vena omphalo-mesenterica (*Rof* u. *Lof*), die in das hintere Ende des Herzens (*H*) eintritt.

In dem Gefässnetz beginnt beim Hühnchen bereits am zweiten Brüttage die Blutbewegung sichtbar zu werden. Zu dieser Zeit ist das Blut noch eine helle Flüssigkeit, die nur wenige geformte Bestandtheile besitzt. Denn die meisten Blutkörperchen liegen jetzt noch haufenweise an den Wandungen der Röhren, wo sie die schon früher erwähnten Blutinseln (Fig. 140) bilden, welche das roth gesprenkelte Aussehen des Gefässhofes veranlassen. Die Herzcontractionen, durch welche das Blut in Bewegung gesetzt wird, sind am Beginn erst langsam, werden dann rascher und rascher. Ihr Mittel beträgt dann nach Preyer 130—150 Schläge in der Minute. Auch ist die Frequenz von äusseren Einflüssen sehr abhängig; sie steigt bei Erhöhung der Bebrütungstemperatur und sinkt bei jeder Abkühlung, also auch, wenn das Ei zur Beobachtung geöffnet wird. Zur Zeit, wo das Herz zu pulsiren beginnt, sind in dem Myocard noch keine Muskelfibrillen nachzuweisen; es ergiebt sich hieraus die interessante Thatsache, dass rein protoplasmatische, noch nicht differenzirte Zellen in regelmässigem Rhythmus wiederkehrende, kräftige Contractionen auszuführen im Stande sind.

Am Ende des dritten und vierten Tages ist der Dotterkreislauf beim Hühnchen in höchster Entwicklung; er ist noch einige geringfügige Veränderungen eingegangen. Wir finden statt eines einfachen Gefässnetzes ein doppeltes, ein arterielles und ein venöses. Das arterielle Netz, welches das Blut von den Dotterarterien empfängt, liegt tiefer, dem Dotter mehr genähert, während das venöse sich darüber ausbreitet und an das viscerale Mittelblatt angrenzt. Die rechte Vena vitellina posterior übertrifft an Grösse die linke. Das circulirende Blut zeichnet sich durch Reichthum an Blutkörperchen aus, indem die Blutinseln vollständig geschwunden sind.

Die Aufgabe des Dotterkreislaufes ist eine doppelte. Einmal dient er dazu, das Blut mit Sauerstoff zu versorgen, wozu Gelegenheit geboten ist, da sich das ganze Gefässnetz oberflächlich ausbreitet. Zweitens dient er dazu, dem Embryo ernährende Substanzen zuzuführen. Unter dem Darmdrüsenblatt werden die Dotterelemente aufgelöst, verflüssigt und in die Blutgefässe aufgenommen; von diesen werden sie zum Embryo geführt, wo sie den in lebhafter Theilung begriffenen Zellen zur Nahrung dienen. Insofern vergrössert sich der embryonale Körper auf Kosten des Dottermateriales, welches im Dottersack verflüssigt und resorbirt wird.

Mit dem Dottergefässsystem des Hühnchens stimmt das der Säugethiere im Allgemeinen überein und unterscheidet sich von ihm nur in

einigen nebensächlichen Punkten, welche nicht besprochen zu werden verdienen. Doch drängt sich wohl die Frage auf: Welche Bedeutung hat ein Dotterkreislauf bei den Säugethieren (Fig. 161 *ds*), bei denen das Ei nur mit wenig Dottermaterial ausgestattet ist?

Hier ist zweierlei im Auge zu behalten, erstens, dass ursprünglich wohl die Eier der Säugethiere mit einem reicheren Dottermaterial gleich den Eiern der Reptilien ausgestattet waren (vergleiche Seite 226), und zweitens, dass die nach dem Furchungsprocess entstehende Keimblase sich sehr ausdehnt und dass sie in ihrem Innern mit einer sehr eiweissreichen Flüssigkeit erfüllt ist, die von den Wandungen der Gebärmutter geliefert wird. Aus ihr werden die Dottergefässe wohl ebenfalls Nahrungsstoffe aufnehmen und dem Embryo zuführen, bis für eine andere ergiebigere Ernährung durch den Mutterkuchen oder die Placenta gesorgt ist.

Ausser den Dottergefässen entsteht bei den höheren Wirbelthieren noch ein zweites Gefässsystem, welches sich ausserhalb des Embryo in den Eihäuten ausbreitet und eine Zeit lang die übrigen Gefässe des Körpers durch seine Mächtigkeit übertrifft. Es dient dem Allantoiskreislauf der Vögel und Reptilien, dem Placentarkreislauf der Säugethiere.

Wenn sich beim Hühnchen der Harnsack (Taf. I Fig. 5 *al*) an der vorderen Wandung der Beckendarmhöhle hervorstülpt und als eine immer grösser werdende Blase bald aus der Leibeshöhle heraus durch den Hautnabel in das Keimblasencoelom zwischen die seröse Hülle und den Dottersack hineinwächst, dann treten auch in seiner Wand zwei Blutgefässe auf, die vom Ende der beiden primitiven Aorten hervorwachsen: die Nabelgefässe oder Arteriae umbilicales. Aus dem dichten Capillarnetz, in welches sie sich aufgelöst haben, sammelt sich das Blut wieder in den beiden Nabelvenen (Venae umbilicales), die, am Nabel angelangt, sich zu den beiden Cuvier'schen Gängen (siehe Seite 537) begeben und ihr Blut in dieselben nahe an ihrer Einmündung in den Venensinus ergiessen. Bald verkümmert das Endstück der rechten Vene, während die linke ihre Seitenäste aufnimmt und sich in demselben Maasse zu einem ansehnlicheren Stamm entwickelt. Sie verliert jetzt auch ihre ursprüngliche Einmündung in den Cuvier'schen Gang, da sie mit der linken Lebervene (Vena hepatica revehens) eine Anastomose eingeht, die immer stärker wird und schliesslich den ganzen Blutstrom aufnimmt. Mit der linken Lebervene zusammen mündet dann die linke Umbilicalvene am hinteren Leberrand direct in den Venensinus ein. (Hochstetter.)

Nabel- und Dottervene ändern während der Entwicklung ihren Durchmesser in entgegengesetzter Richtung: während der Dotterkreislauf gut ausgebildet ist, sind die Nabelvenen unscheinbare Stämmchen: später aber vergrössern sie sich mit der Zunahme des Harnsackes, während die Venae omphalo-mesentericae sich in demselben Maasse zurückbilden, als der Dottersack durch Aufsaugung des Dotters kleiner wird und an Bedeutung verliert.

Was den Zweck des Umbilicalkreislaufes angeht, so dient er bei den Reptilien und den Vögeln dem Athmungsprocesse. Es schmiegt sich nämlich der Harnsack, wenn er grösser geworden ist, zum Beispiel beim Hühnchen, dicht der serösen Hülle an, breitet sich in der Nähe der Luftkammer und unter der Schale aus, so dass das in ihm circulirende Blut mit der atmosphärischen Luft in Gasaustausch

treten kann. Seine Bedeutung für die Athmung im Ei verliert er erst von dem Augenblick, wo das Hühnchen mit dem Schnabel die umgebenden Eihüllen durchstösst und nun die in der Luftkammer enthaltene Luft direct einathmet. Denn jetzt ändern sich die Circulationsverhältnisse im ganzen Körper, da mit dem Eintritt des Athmungsprocesses die Lunge ein grösseres Blutquantum aufzunehmen im Stande ist, was eine Verkümmerung der Nabelgefässe zur Folge hat. (Vergleiche auch Seite 223.)

Eine noch wichtigere Rolle spielt der Umbilical- oder Placentarkreislauf (Fig. 166 *Al*) bei den Säugethieren. Denn hier leiten die beiden Nabelarterien das Blut zu der Placenta oder dem Mutterkuchen. Nachdem sich in diesen Organen das Blut mit Sauerstoff und ernährenden Substanzen beladen hat, fliesst es Anfangs durch zwei, später durch eine Nabelvene zum Herzen wieder zurück (Seite 542).

B. Die weitere Entwicklung des Gefässsystems bis zum ausgebildeten Zustand.

a) Die Umwandlung des Herzschlauchs in ein gekammertes Herz.

Wie in einem vorausgegangenen Abschnitt gezeigt wurde, stellt das Herz der Wirbelthiere ursprünglich eine kurze Zeit lang einen geraden Schlauch dar, der an seinem vorderen Ende die beiden primitiven Aortenbogen entsendet, während er am hinteren Ende die beiden Venae omphalo-mesentericae aufnimmt. Der Schlauch liegt weit vorn unmittelbar hinter dem Kopf an der ventralen Seite des Halses (Fig. 349 *h*) in einer Verlängerung der Leibeshöhle (der Parietal- oder Halshöhle). Er wird hier befestigt durch ein Gekröse, welches nur von kurzem Bestand ist, sich vom Darm zur vorderen Halswand ausspannt und durch den Herzschlauch selbst in einen oberen und einen unteren Theil oder in ein Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird.

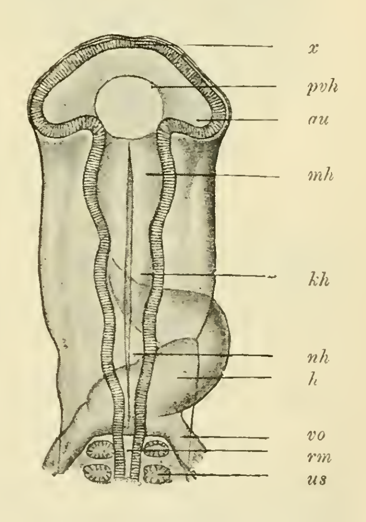


Fig. 349. **Kopf eines 58 Stunden bebrüteten Hühnchens von oben betrachtet.** 40-fach vergrössert. Nach MIHALKOVICS.

Das Gehirn ist in 4 Blasen gegliedert. *pvh* primäres Vorderhirnbläschen. *mh* Mittelhirnbläschen. *kh* Hinterhirnbläschen. *nh* Nachhirnbläschen. *au* Augenblase. *h* Herz (unter dem letzten Hirnbläschen durchschimmernd). *vo* Vena omphalo-mesenterica. *us* Ursegment. *rm* Rückenmark. *x* vordere Wand, die sich zum Grosshirn ausstülpt.

In der ersten Zeit der embryonalen Entwicklung zeichnet sich das Herz durch ein sehr bedeutendes, namentlich in der Längsrichtung vor sich gehendes Wachsthum aus; es findet daher bald als gerader Schlauch in der Halshöhle keinen Platz mehr, sondern ist gezwungen, sich zu einer s-förmigen Schlinge zusammenzukrümmen (Fig. 349). Es nimmt dann am Hals eine derartige Stellung ein,

dass die eine Krümmung des S, welche die Dottervenen empfängt, oder sagen wir kurz, der venöse Abschnitt nach hinten und links, die andere Krümmung oder der arterielle Abschnitt, welcher die Aortenbogen abgiebt, nach vorn und rechts zu liegen kommt (Fig. 350).

Bald aber ändert sich diese Ausgangsstellung (Fig. 350 u. 358), indem die beiden Krümmungen des S eine andere Lage zu einander einnehmen. Der venöse Abschnitt bewegt sich kopfwärts, der arterielle dagegen mehr nach entgegengesetzter Richtung, bis beide nahezu in derselben Querschnittsebene liegen. Dabei drehen sie sich auch um die Längsachse des Embryo, und zwar rückt die venöse Schleife mehr dorsalwärts, die arterielle dagegen ventralwärts. Von vorn gesehen decken sich beide, nur bei seitlicher Ansicht ist die s-förmige Krümmung des Herzschlauchs deutlich zu erkennen.

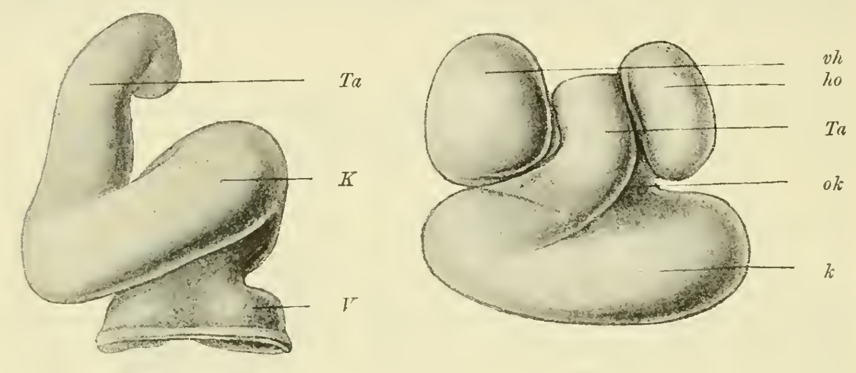


Fig. 350. Fig. 351.

Fig. 350. **Herz eines menschlichen Embryo von 2,15 mm Körperlänge (Embryo Lg).** Nach His.

K Kammer. *Ta* Truncus arteriosus. *V* venöses Ende des s-förmig gekrümmten Herzschlauchs.

Fig. 351. **Herz eines menschlichen Embryo von 4,3 mm Nl. (Embryo Bl).** Nach His.

k Kammer. *Ta* Truncus arteriosus. *ok* Ohrkanal (Canalis auricularis). *vh* Vorhof mit den Herzohren *ho* (Auriculae cordis).

Durch den sich vergrössernden Herzschlauch wird der vorderste Abschnitt der Leibeshöhle schon jetzt und noch mehr auf späteren Stadien stark ausgedehnt und erzeugt einen weit nach aussen vorspringenden, sehr dünnwandigen Höcker (Fig. 189 *h* und 359). Da das Herz den Höcker vollständig ausfüllt, nur von der dünnen, durchscheinenden und eng anliegenden Rumpfhaut, der Membrana reuniens inferior von Rathke, überzogen, sieht es aus, als ob es zu dieser Zeit ganz ausserhalb des embryonalen Körpers gelegen sei.

Nach Ablauf der Drehungen vollzieht sich am s-förmig gekrümmten Schlauch auch eine Sonderung in mehrere hinter einander gelegene Abtheilungen (Fig. 351 u. 353). Es setzen sich der weiter gewordene venöse und der arterielle Theil durch eine tiefe Einschnürung (*ok*) gegen einander ab und können nun als Vorhof (Atrium) (*vh*) und Kammer (Ventriculus), sowie die verengte Stelle zwischen beiden nach einer von Haller eingeführten Bezeichnung als Ohrcanal (*ok*) unterschieden werden. Der Vorhof gewinnt dabei eine auffällige Ge-

stalt, indem seine beiden Seitenwände weite Aussackungen, die Herzohren (*ho*) (Auriculae cordis), entwickeln; letztere wenden sich mit ihrem freien Rande, der bald auch einige Einkerbungen erhält, nach vorn und legen sich später immer mehr um den arteriellen Theil des Herzens, um den Truncus arteriosus (*Ta*) und einen Theil der Kammeroberfläche herum.

Der Ohrcanal (Fig. 353) ist eine bei Embryonen gut unterschiedene, verjüngte Stelle des Herzschlauchs. Indem sich sein Endothelrohr in sagittaler Richtung stark abplattet, bis seine Wandschichten beinahe zur Berührung kommen, wird die Verbindung zwischen Vorhof und Kammer zu einer engen, queren Spalte. Hier entwickeln sich später die Atrioventricularklappen.

Die Kammeranlage stellt vorübergehend einen gekrümmten Schlauch dar (Fig. 350 u. 351 *k*), welcher aber bald seine Form verändert. Denn schon frühzeitig macht sich an seiner vorderen und hinteren Fläche eine seichte, von oben nach unten verlaufende Furche bemerkbar, der Sulcus interventricularis (Fig. 352 *si*), und lässt äusserlich eine linke und eine rechte Kammerhälfte unterscheiden. Die letztere ist die engere und setzt sich nach oben in den Truncus arteriosus (*Ta*) fort, dessen Anfang etwas erweitert ist und als Bulbus bezeichnet wird. Zwischen Bulbus und Kammer liegt eine nur sehr wenig verengte Stelle, die das Fretum Halleri heisst; sie wurde schon von älteren Anatomen unterschieden, blieb dann eine Zeit lang weniger beachtet und ist jetzt wieder von His als bemerkenswerth beschrieben worden. Denn sie bezeichnet den Ort, an welchem sich später die Semilunarklappen anlegen.

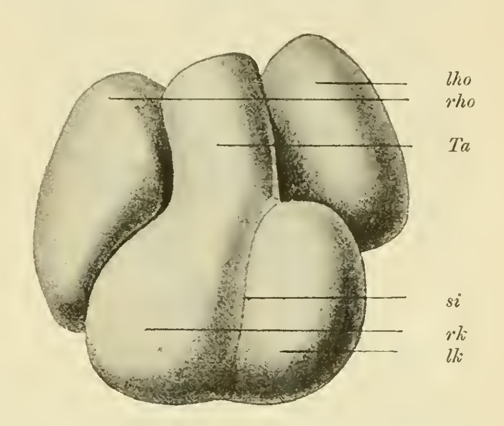


Fig. 352. **Herz eines menschlichen Embryo der fünften Woche.** Nach His.
rk, *lk* rechte, linke Kammer. *si* Sulcus interventricularis. *Ta* Truncus arteriosus. *lho*, *rho* linkes, rechtes Herzohr.

Während der äusserlich sichtbaren Formveränderungen gehen auch in der feineren Structur der Herzwände einige Veränderungen vor sich. Wie schon früher bemerkt, besteht die Herzanlage am Anfang aus zwei in einander gesteckten Schläuchen, einem inneren, von platten Zellen ausgekleideten Endothelrohr und einem äusseren, aus protoplasmareichen Zellen bestehenden und vom mittleren Keimblatt abstammenden Muskelschlauch. Beide sind durch einen nicht unansehnlichen, wahrscheinlich mit gallertiger Zwischensubstanz gefüllten Raum vollständig von einander getrennt.

Das Endothelrohr stellt im Allgemeinen ein ziemlich naturgetreues Abbild des Muskelschlauches dar, doch so, dass an ihm die engeren und die weiteren Abschnitte schärfer von einander abgesetzt sind; „es verhält sich seiner Form nach zum Gesammtherzen, als ob es ein stark geschrumpfter, innerer Ausguss desselben wäre“ (His).

Am Muskelschlauch lassen sich schon zu der Zeit, wo die S-förmige Krümmung eingetreten ist, deutliche Züge von Muskelfibrillen

erkennen. Auf späteren Stadien machen sich in der Entwicklung Unterschiede zwischen Vorhof und Kammer bemerkbar. Am Vorhof verdickt sich die Muskelwand gleichmässig zu einer compacten Platte, welcher sich das Endothelrohr unmittelbar von innen anlegt. An der Kammer dagegen findet gleichsam eine Auflockerung der Muskelwand statt. Es bilden sich zahlreiche, kleine Balken von Muskelzellen, welche in den oben erwähnten Zwischenraum zwischen den beiden Schläuchen vorspringen und sich unter einander zu einem grossmaschigen Netzwerk vereinigen (Fig. 356 *A*). Bald legt sich das Endothelrohr des Herzens, indem es nach aussen Aussackungen treibt, den Muskelbalken innig an und umgiebt jeden einzelnen mit einer besonderen Hülle. (His.) So entstehen in der schwammförmig gewordenen Wand der Kammer zahlreiche, von Endothel ausgekleidete Spalträume, welche nach der Oberfläche des Herzens abgeschlossen sind, aber mit dem centralen Binnenraum communiciren und wie dieser den Blutstrom in sich aufnehmen.

Das embryonale Herz des Menschen und der Säugethiere gleicht in seiner ersten Beschaffenheit, wie sie bisher beschrieben worden ist, dem Herzen der niedersten Wirbelthiere, der Fische. Hier wie dort besteht es aus einer das Venenblut aus dem Körper aufnehmenden Abtheilung, dem Vorhof, und aus einem das Blut in die arteriellen Gefässe hineintreibenden Abschnitt, der Kammer. Dem Zustand des Herzens entsprechend ist bei Embryonen dieses Stadiums und bei den Fischen der ganze Blutkreislauf noch ein einfacher, ein einheitlicher. Dies ändert sich im Thierreich wie im embryonalen Leben mit der Entwicklung der Lungen, mit deren Auftreten eine Verdoppelung des Herzens und des Blutkreislaufes angebahnt wird.

Das Zustandekommen einer derartigen Veränderung erklärt sich aus dem Lageverhältniss der beiden Lungen zu dem Herzen. Die Lungen nämlich entstehen in nächster Nähe des Herzens durch Ausstülpung aus dem Vorderdarm (Fig. 359 *lg*). Sie empfangen daher auch ihr Blut aus einem dem Herzen ganz nahe gelegenen Arterienstamm, aus dem letzten, vom Truncus arteriosus sich abzweigenden Aortenbogen; desgleichen geben sie das Lungenvenenblut direct wieder dem Herzen zurück, und zwar durch kurze Stämme, die Lungenvenen, welche links von den grossen Venenstämmen, ursprünglich zu einem einzigen Sammelgefäss vereint (Born, Röse), in den Vorhof einmünden. Somit gelangt das unmittelbar aus dem Herzen in die Lungen strömende Blut auch unmittelbar wieder zum Herzen zurück. Hierin ist die Vorbedingung für einen doppelten Kreislauf gegeben. Er wird in die Erscheinung treten, wenn sich der Lungen- und der Körperblutstrom auf der kurzen Strecke der Gefässbahn, welche beide gemeinsam durchlaufen (Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus), durch Scheidewände von einander absetzen.

Der Trennungsprocess beginnt im Wirbelthierstamm bei den Dipneusten und Amphibien, bei welchen die Lungenathmung zum ersten Male eintritt und die Kiemenathmung verdrängt; bei den amnioten Wirbelthieren vollzieht er sich während ihrer embryonalen Entwicklung. Wir haben daher jetzt weiter zu verfolgen, in welcher Weise sich bei den Säugethieren und speciell beim Menschen nach den neueren Untersuchungen von His, Born und Röse die Scheidewände bilden, wie Vorhof und Kammer in getrennte linke und rechte Abtheilungen und der

Truncus arteriosus in Arteria pulmonalis und Aorta zerlegt werden und wie auf diesem Wege das Herz seiner definitiven Gestalt entgegengeführt wird.

Die Scheidewände entstehen in jeder der drei genannten Abtheilungen des Herzens getrennt für sich.

Fassen wir zuerst den Vorhof ins Auge, der eine Zeit lang den grössten und weitesten Abschnitt des Herzschlauchs darstellt (Fig. 353). An ihm macht sich schon in der vierten Woche beim Menschen eine Sonderung in eine linke und eine rechte Hälfte (*lv* u. *rv*) bemerkbar, indem an seiner hinteren und oberen Wand sich ein Vorsprung in senkrechter Richtung bildet, die erste Andeutung der Vorhofsscheidewand (*vs*) oder des Septum atriorum.

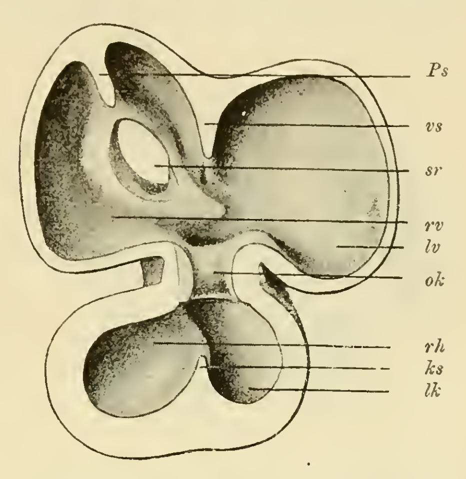


Fig. 353. **Herz eines menschlichen Embryo von 10 mm Nl, hintere Hälfte des geöffneten Herzens.** Nach His.

ks Kammerscheidewand. *lk*, *rk* linke, rechte Kammer. *ok* Ohrcanal. *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof. *sr* Einmündung des Sinus reuniens. *vs* Vorhofsscheidewand [Vorhofssichel (His), Septum primum (Born)]. * Eustachische Klappe. *Ps* Septum spurium.

Beide Hälften unterscheiden sich schon jetzt dadurch, dass sie verschiedene Venenstämme aufnehmen. In die rechte Abtheilung ergiessen die Dotter- und Nabelvenen, sowie die erst später zu besprechenden Cuvier'schen Gänge ihr Blut, aber nicht direct und durch einzelne besondere Oeffnungen, sondern nachdem sie sich zuvor in der Nähe des Herzens unter einander zu einem grossen venösen Sinus (*sr*) (dem Sinus venosus oder Sinus reuniens) verbunden haben. Derselbe liegt dem Vorhof unmittelbar an und communicirt mit ihm durch eine in der hinteren Wand gelegene, weite Oeffnung, die links und rechts von je einer grossen Venenklappe (*) begrenzt wird. In die linke Abtheilung mündet nahe der Vorhofsscheidewand nur ein kleines Gefäss, das in schräger Richtung die Herzmusculatur durchsetzt; es ist die oben erwähnte unpaare Lungenvene, die gleich ausserhalb des Vorhofs aus vier Aesten entsteht, von denen je zwei von einem der in Anlage begriffenen Lungenflügel herkommen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wächst nun die Vorhofsscheidewand allmählich von oben nach unten herab, bis sie die Mitte des Ohrcanals trifft (Fig. 354 *si*). Auf diese Weise würden schon früh zwei völlig abgetrennte Vorhöfe zu Stande kommen, wenn sich nicht im oberen Theil der Scheidewand, noch während sie nach unten herabwächst, eine Oeffnung gebildet hätte, das spätere Foramen ovale, welches bis zur Zeit der Geburt zwischen beiden Abtheilungen eine Verbindung herstellt (Fig. 354). Die Oeffnung ist entweder dadurch entstanden, dass sich das Septum atriorum in einem Bezirk verdünnt hat und eingerissen ist, oder dadurch, dass es an dieser Stelle von Anfang an überhaupt unvollständig gewesen ist, wie es denn beim Hühnchen z. B. von mehreren, kleinen Löchern durchbohrt ist. Später weitet sich

dann das Foramen ovale noch mehr aus, indem es sich den jeweiligen Circulationsbedingungen anpasst.

Das Herabwachsen der Vorhofsscheidewand hat noch zur unmittelbaren Folge die Trennung des Ohrcanals in die linke und die rechte Atrioventricularöffnung (vergleiche Fig. 353 *ok* mit 354). Der Ohrcanal erfährt nämlich auch bald nach seiner Entstehung sowohl von aussen als von innen eingreifende Veränderungen. Anfangs von aussen sichtbar (Fig. 353 *ok*), entzieht er sich später der Wahrnehmung (Fig. 354), indem er von der Kammer, welche sich nach oben stärker ausweitet und in

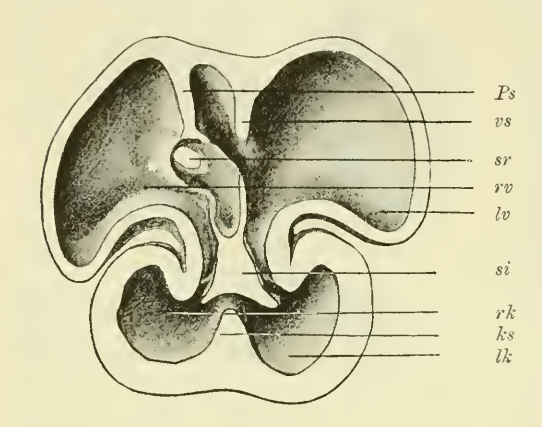


Fig. 354. **Hintere Hälfte eines geöffneten Herzens eines menschlichen Embryo der fünften Woche.** Nach His.
ks Kammerscheidewand. *lk*, *rk* linke, rechte Kammer. *si* unterer Theil der Vorhofsscheidewand (Septum intermedium His). *lv*, *rv* linker, rechter Vorhof. *sr* Einmündung des Sinus reuniens. *vs* Vorhofsscheidewand [Vorhofssichel (His), Septum secundum (Born)]. *Ps* Septum spurium. * Eustachische Klappe.

Folge einer mächtigen Wucherung ihrer Musculatur erheblich dickere Wandungen erhält, gewissermaassen rings umwachsen und dadurch in ihre Wand mit aufgenommen wird. Die Oeffnung des Ohrcanals in die Kammer oder das Foramen atrioventriculare commune (Fig. 355 *A*, *F.av.c*) stellt jetzt einen von links nach rechts verlaufenden Spalt dar, der beiderseits von zwei wulstigen Lippen (*o.ek* u. *u.ek*) (den Atrioventricularlippen Linde's oder den Endothelkissen Schmidt's) begrenzt wird. Die Wülste sind aus einer Wucherung des Endocards hervorgegangen und bestehen aus einer gallertigen Bindesubstanz und einem Endothelüberzug. Mit ihnen verschmilzt alsbald die Vorhofsscheidewand, wenn sie bis zum Ohrcanal herabgewachsen ist, längs ihres freien, unteren Randes (Fig. 354 *si*); dadurch wird der Ohrcanal in eine linke und rechte Atrioventricularöffnung (Ostium atrioventriculare sinistrum und dextrum) (Fig. 355 *B*, *F. av.d* u. *F.av.s*) zerlegt, und gleichzeitig wird der die Oeffnung ursprünglich begrenzende, dorsale und ventrale Endocardwulst ein jeder in seiner Mitte halbirt (*o.ek* u. *u.ek*). Die dorsalen Theilstücke verschmelzen alsdann mit den entsprechenden Stücken der entgegengesetzten Seite und erzeugen so an dem unteren Rand der Vorhofsscheidewand (Fig. 354 *si*) zwei neue Wülste, von denen der eine in die linke, der andere in die rechte Atrioventricularöffnung vorspringt und die Grundlage für je eine mediale Zipfelklappe abgiebt.

Die Entwicklung der Vorhofsscheidewand und die Trennung des Ohrcanals in die beiden Atrioventricularöffnungen sind zwei eng zusammengehörige Processe; der erstere ist die Ursache des letzteren. Das beweisen namentlich in klarer Weise pathologisch-anatomische Befunde von Hemmungsbildungen am Herzen. In allen Fällen, in denen die Ausbildung der Vorhofsscheidewand aus irgend einem Grunde gehemmt worden

war und ihr unterer Theil ganz fehlte, war auch stets nur eine Atrioventricularöffnung (ein Ostium venosum commune) vorhanden. (Arnold.)

Ehe wir in der Entwicklungsgeschichte des Vorhofs weiter fortfahren, haben wir die mittlerweile eingetretenen Umwandlungen im Bereich der Kammer und des Truncus arteriosus nachzutragen.

Nicht viel später als der Vorhof beginnt auch die Kammer ihre Scheidewand zu erhalten. Am Ende des ersten Monats hat sich ihre Musculatur erheblich verdickt (Fig. 354 *A*). Muskelbalken sind ent-

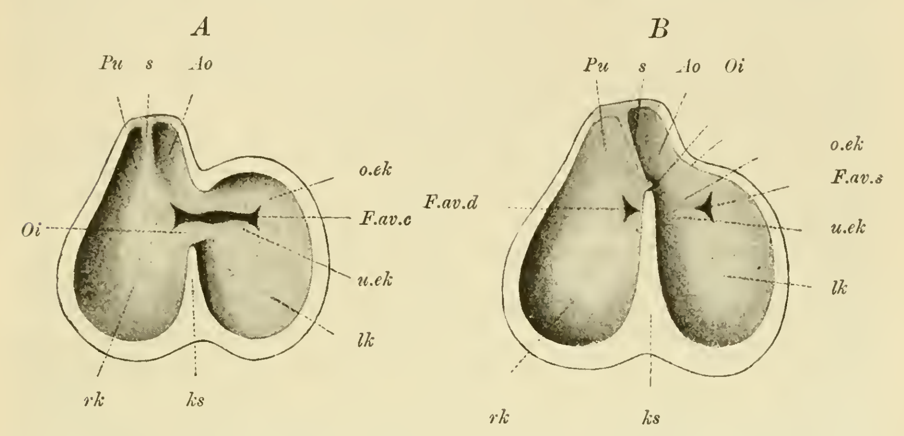


Fig. 355. **Zwei Schemata** (nach Born), **um die Lageverschiebungen des Ostium atrioventriculare zum Ostium interventriculare, sowie die Trennung der Ventrikel und grossen Arterien zu verdeutlichen.** Die Ventrikel sind halbirt gedacht; man sieht in die hintere Hälfte, in welcher übrigens zur Vereinfachung des Bildes die Herzbalken etc. weggelassen sind.

A **Herz von Kaninchenembryonen von 3,5—5,8 mm Kopfl.** Die Kammer ist durch die Kammerscheidewand (*ks*) bis auf das Ostium interventriculare (*Oi*) in eine linke und rechte Hälfte zerlegt. Das Foramen atrioventriculare commune (*F.av.c*) reicht mit seinem rechten Ende in den rechten Ventrikel hinein, die Endocardkissen sind ausgebildet.

B **Herz von Kaninchenembryonen von 7,5 mm Kopfl.** Die Endocardkissen des Foramen atrioventriculare commune sind verschmolzen, und dadurch ist das F. atrioventr. com. jetzt getrennt in ein For. atrioventr. dextrum (*F.av.d*) und sinistrum (*F.av.s*). Die Kammerscheidewand (*ks*) ist mit den Endocardkissen ebenfalls verschmolzen und noch bis zur Scheidewand (*s*) des Truncus arteriosus hinaufgewachsen. Der Rest des Ostium interventriculare (*Oi*) bildet durch seinen Verschluss das Septum membranaceum.

rk, *lk* rechte und linke Kammer. *ks* Kammerscheidewand. *Pu* Art. pulmonalis. *Ao* Aorta. *s* Scheidewand des Truncus arteriosus. *Oi* Ostium interventriculare. *F.av.c* Foramen atrioventriculare commune. *F.av.d* u. *F.av.s* Foramen atrioventriculare dextrum und sinistrum. *o.ek*, *u.ek* oberes und unteres Endothel- oder Endocardkissen.

standen, die in das Innere der Kammer weit vorspringen und sich unter einander zu einem schwammigen Gewebe verbinden, dessen zahlreiche Spalten mit der eng gewordenen Herzhöhle zusammenhängen und gleichfalls den Blutstrom hindurchpassiren lassen. An einer Stelle ist die Musculatur besonders verdickt und bildet eine nach innen vorspringende, halbmondförmige Falte, die Anlage der Kammerscheidewand (*ks*) (Septum ventriculorum) (Fig. 353, 354, 355 *ks*). Die Falte nimmt von der unteren und hinteren Wand der Kammer ihren Ursprung in der Gegend, welche durch den schon früher erwähnten Sulcus in-

terventricularis (Fig. 352 *si*) äusserlich gekennzeichnet ist Ihren freien Rand hat sie nach oben gerichtet und wächst mit demselben dem Arterienbulbus und der Atrioventricularöffnung entgegen. Letztere liegt ursprünglich mehr in der linken Hälfte der Kammer (Fig. 355 *A*, *F.av.c*), erst allmählich rückt sie mehr nach rechts herüber und nimmt schliesslich eine solche Stellung ein, dass die Kammerscheidewand bei ihrem Emporwachsen sie gerade in der Mitte trifft und der Ansatzstelle der Vorhofsscheidewand gegenüber mit ihr verschmilzt (Fig. 354 u. 355 *B*).

Die Trennung der Kammer ist beim Menschen schon in der siebenten Woche eine vollständige. Aus dem Vorhof, dessen beide Abtheilungen durch das ovale Fenster verbunden sind, wird jetzt das Blut durch ein linkes und ein rechtes Ostium atrioventriculare in eine linke und in eine rechte vollständig getrennte Kammer übergeleitet.

Die beiden Atrioventricularöffnungen sind bei ihrer Entstehung eng; sie werden theils von den oben erwähnten, an der Scheidewand vorspringenden Endocardwülsten umsäumt, theils von entsprechenden Wucherungen des Endocards an ihrer lateralen Circumferenz. Die membranösen Vorsprünge lassen sich primitiven Taschenklappen, wie sie auch im Arterienbulbus zur Anlage kommen, vergleichen (Gegenbaur); sie bilden den Ausgangspunkt für die Entwicklung der mächtigen Atrioventricularklappen, liefern aber nur, wie Gegenbaur und Bernays gezeigt haben, einen später fast ganz verschwindenden Theil derselben, den membranösen Randsaum (mk^1), während der compacte Haupttheil der Klappen aus der die Atrioventricularöffnung umgebenden Strecke der verdickten, musculösen Kammerwand selbst hervorgeht (Fig. 356 *B*, *mk*).

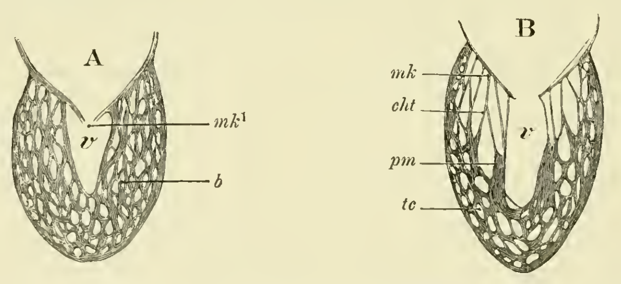


Fig. 356. **Schematische Darstellung der Entstehung der Atrioventricularklappen. *A* früherer, *B* späterer Zustand.** Nach Gegenbaur.
mk membranöse Klappe. mk^1 ursprünglicher Theil derselben. *cht* Chordae tendineae. *v* Kammerhöhle. *b* Balkennetz der Herzmusculatur. *pm* Papillarmuskeln. *tc* Herzbalken, Trabeculae carneae.

Wie schon oben bemerkt wurde, wird die Kammerwand in den ersten Monaten beim Menschen aus einem dichten, schwammigen Netzwerk von Muskelbalken gebildet, die vom Endocard überzogen sind und deren Zwischenräume mit der kleinen Binnenhöhle zusammenhängen (Fig. 356 *A*). Eine derartig schwammige Beschaffenheit der Herzwand erhält sich dauernd bei Fischen und Amphibien; dagegen treten bei den höheren Wirbelthieren und beim Menschen Umwandlungen ein. Nach der äusseren Oberfläche zu wird die Muskelwand compacter, indem die Muskelbalken sich verdicken und die Hohlräume zwischen ihnen enger werden und zum Theil ganz schwinden (Fig. 356 *B*, *tc*). Der

entgegengesetzte Process erfolgt nach innen. In der Umgebung der Atrioventricularöffnung werden die Balken dünner, die Zwischenräume weiter. Auf diese Weise wird ein Theil der dicken Kammerwand, welcher nach dem Vorhof sieht und die Oeffnung umschliesst, vom Blutstrom gleichsam unterminirt. An diesem Theil verkümmern später die Muskelfasern ganz; es bilden sich aus dem bindegewebigen Zwischengewebe sehnige Platten und werden mit den an ihren Rändern ansitzenden Endocardkissen zu den bleibenden Atrioventricularklappen (Fig. 356 *B*, *mk*). Diese gehen somit aus einem Theile der spongiös gebauten Kammerwand selbst hervor.

Die an die Klappen sich von unten her ansetzenden Reste der geschrumpften Muskelbalken (Fig. 356 *B, cht*) verkümmern in der Nähe der Ansatzstellen noch mehr, die Muskelfasern schwinden auch hier zum Theil ganz, das Bindegewebe dagegen bleibt erhalten und wandelt sich zu den Sehnenfäden um, die, unter dem Namen der Chordae tendineae bekannt, zur Befestigung der Klappen dienen. In einiger Entfernung von letzteren bewahren die in den Kammerraum vorspringenden Balken ihre fleischige Beschaffenheit und werden zu den Papillarmuskeln (*pm*), von deren Spitze die Chordae tendineae ausgehen. „Was sonst noch von dem primitiven Balkennetze an der Innenfläche der Kammer bestehen bleibt, bildet ein mehr oder minder starkes musculöses Maschenwerk, die Fleischbalken des Herzens (*tc*) oder Trabeculae carneae."

In Folge aller dieser Umwandlungen hat sich auch die ursprünglich enge Höhle der Kammer auf Kosten eines Theils der spongiösen Wand nicht unerheblich vergrössert. Denn der ganze in der Fig. 356 *B* unter den Klappen gelegene Raum ist erst dadurch, dass die Fleischbalken zu den feinen Sehnenfäden verkümmert sind, aus dem Anfangs engen Lückenwerk (Fig. 356 *A*) hervorgegangen und zur Aushöhlung der Binnenhöhle verwandt worden.

Es bleibt uns jetzt noch die Zweitheilung des Truncus arteriosus und die definitive Umgestaltung des Vorhofs zu untersuchen übrig.

Etwa zur Zeit, wo die Scheidewandbildung in der Kammer erfolgt, plattet sich der aus ihr entspringende Truncus arteriosus etwas ab und erhält eine spaltförmige Höhle. An den platten Seiten treten zwei leistenförmige Verdickungen auf (Fig. 355 *A* u. *B*, *s*), wachsen einander entgegen und zerlegen die Höhlung, indem sie verschmelzen, in zwei auf dem Querschnitt dreieckig erscheinende Gänge. Jetzt markirt sich auch äusserlich der Eintritt der im Innern geschehenen Trennung durch zwei Längsfurchen in ähnlicher Weise, wie an der Kammer die Scheidewandbildung durch den Sulcus interventricularis angedeutet wird. Die beiden durch Theilung entstandenen Canäle sind die Aorta und die Pulmonalis (*Ao* u. *Pu*). Eine Zeitlang sind sie noch mit einer gemeinsamen Adventitia umgeben, dann weichen sie weiter aus einander und werden auch äusserlich getrennt. Der ganze Trennungsprocess im Truncus arteriosus verläuft unabhängig von der Entwicklung einer Scheidewand in der Kammer, wie er denn oben zuerst beginnt und von da aus nach abwärts fortschreitet. Ganz zuletzt tritt das Aortenseptum auch in den Kammerraum selbst ein (Fig. 355 *B*, *s* u. *ks*), setzt sich mit der dort selbständig entwickelten Kammerscheidewand in Verbindung, liefert den als Pars membranacea bekannten Theil (*Oi*) und vollendet so die Sonderung der Abflussbahnen aus dem Herzen; die Aorta wird der linken, die Pulmonalis der rechten Kammer zugetheilt.

Die Pars membranacea bezeichnet also am ausgebildeten Herzen die Stelle, an welcher die Trennung zwischen linkem und rechtem Herzen zuletzt zu Stande gekommen ist (Fig. 355 *B*, *Oi*). „Sie ist gleichsam der Schlussstein in der definitiven Scheidung des primitiven einfachen Herzschlauches in die vier secundären Herzräume, wie wir sie bei den Vögeln und Säugethieren finden“ (Röse). In vergleichend-anatomischer Beziehung bietet diese Stelle noch dadurch ein besonderes Interesse dar, dass bei den Reptilien an ihr eine Oeffnung zwischen beiden Kammern, das Foramen Panizzae, dauernd bestehen bleibt.

Schon vor der Trennung des Truncus arteriosus haben sich auch die Semilunarklappen als vier Wülste, die aus Gallertgewebe mit einem Ueberzug von Endothel bestehen, an der als Fretum Halleri bezeichneten, verengten Stelle angelegt. Zwei von ihnen werden bei der Scheidung des Truncus in Aorta und Pulmonalis halbirt. Auf jedes Gefäss kommen daher jetzt drei Wülste, die durch Schrumpfung des Gallertgewebes die Form von Taschen annehmen. Ihre Anordnung wird, worauf Gegenbaur aufmerksam macht, aus der Entwicklung verständlich, wie das unten stehende Schema (Fig. 357) zeigt. „Indem der ursprünglich einheitliche Bulbus arteriosus (*A*) sich in zwei Canäle (*B*) scheidet, vertheilen sich die knötchenförmigen Anlagen von ursprünglich vier Klappen der Art, dass eine vordere und die vorderen Hälften der beiden seitlichen auf den vorderen Arterienstamm (die Pulmonalis), eine hintere und die hinteren Hälften der beiden seitlichen auf den hinteren Arterienstamm (Aorta) treffen.“

Fig. 357. **Schema zur Anordnung der Arterienklappen.** Aus Gegenbaur.

A Ungetheilter Truncus arteriosus mit 4 Klappenanlagen. *B* Theilung in Pulmonalis (*p*) und Aorta (*a*), deren jede drei Klappen besitzt.

Was schliesslich noch den Vorhof betrifft, so erfahren hier der schon auf Seite 521 erwähnte Venensinus, die Einmündung der Lungenvene und das ovale Loch wichtige Veränderungen.

Der Venensinus geht als selbständige Bildung zu Grunde, indem er allmählich in die Wand des Vorhofs mit aufgenommen wird. Die grossen Venenstämme, die ursprünglich in ihn ihr Blut ergossen haben und die sich mittlerweile in die obere und die untere Hohlvene und in den Sinus coronarius umgebildet haben, wovon der Abschnitt d) das Nähere bringt, münden in Folge dessen direct in die rechte Hälfte des Vorhofs ein und rücken hier nach und nach weiter aus einander. Von den beiden Klappen, welche, wie früher erwähnt wurde, den Eingang des Venensinus umsäumten, verkümmert die linke (Fig. 353 u. 354), die rechte (*) dagegen erhält sich an der Einmündung der unteren Hohlvene und des Sinus coronarius und sondert sich diesen entsprechend in einen grösseren und kleineren Abschnitt; der erstere wird zur Valvula Eustachii, der letztere zur Valvula Thebesii.

Die vier Lungenvenen vereinigen sich eine Zeit lang zu einem gemeinsamen, kurzen Stamm, der in die linke Hälfte des Vorhofs einmündet. Später weitet sich das gemeinsame Endstück beträchtlich aus und wird in ähnlicher Weise wie der Venensinus in die Herzwand mit aufge-

nommen. In Folge dessen öffnen sich dann die vier Lungenvenen getrennt und direct in den Vorhof.

Das ovale Loch, dessen Entstehung früher geschildert wurde, unterhält während des ganzen embryonalen Lebens eine weite Verbindung zwischen den beiderseitigen Vorhöfen. Es wird von hinten und unten begrenzt durch die Vorhofsscheidewand, eine bindegewebige Membran, die später den Namen der Valvula foraminis ovalis erhält (Fig. 354). Auch von oben und vorn bildet sich eine schärfere Umgrenzung aus, indem eine Muskelleiste von der Vorhofswand nach innen vorspringt, die vordere Vorhofssichel oder der Limbus Vieussenii (*vs*). Im dritten Monat sind alle diese Theile schon sehr deutlich entwickelt; es reicht die Valvula foraminis ovalis schon nahe zum verdickten Rand der vorderen musculösen Sichel heran, weicht aber mehr schräg in den linken Vorhofstheil hinein, so dass ein weiter Spalt offen bleibt und dem Blute der unteren Hohlvene den Eintritt in den linken Vorhofstheil gestattet. Nach der Geburt legen sich vordere und hintere Falte mit ihren Rändern an einander und verschmelzen mit nicht seltenen Ausnahmen vollständig. Die hintere Falte liefert den häutigen Verschluss des Foramen ovale. Die vordere erzeugt mit ihrem verdickten, musculösen Rand oben und vorn den Limbus Vieussenii. Hiermit hat das Herz seine bleibende Ausbildung erlangt.

Während der Herzschlauch die complicirten Sonderungen erfährt, verändert er seine Lage im embryonalen Körper und erhält frühzeitig eine besondere Umhüllung durch den Herzbeutel. In Zusammenhang mit letzterem bildet sich das Zwerchfell als Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle aus. Es wird also hier der geeigneteste Ort sein, uns mit diesen wichtigen und zum Theil schwerer zu verstehenden Vorgängen genauer bekannt zu machen. Den Untersuchungen von Cadiat, His, Balfour, Uskow etc. verdanken wir hierüber den meisten Aufschluss.

b) Die Entwicklung des Herzbeutels und Zwerchfells. Die Sonderung der primären Leibeshöhle in Herzbeutel-, Brust- und Bauchhöhle.

Ursprünglich besitzt die Leibeshöhle eine sehr weite Ausdehnung im embryonalen Körper, denn sie lässt sich bei den niederen Wirbelthieren bis in die Kopfanlage hinein verfolgen, wo sie die Schlundbogenhöhlen liefert. Nachdem diese sich geschlossen haben, wobei aus den Zellen ihrer Wandungen Muskeln den Ursprung nehmen, reicht die Leibeshöhle nach vorn bis an den letzten Schlundbogen heran und stellt einen weiten Raum (Fig. 358) dar, in welchem sich das Herz am unteren Darmgekröse (Mesocardium anterius und posterius) entwickelt. Remak und Kölliker nannten den Raum Halshöhle, His führte den Namen Parietalhöhle ein. Am zweckmässigsten aber wird es wohl sein, wenn man ihn gleich nach den bleibenden Organen, die sich von ihm herleiten, als Herzbeutelbrusthöhle bezeichnet. Die Höhle wird um so mehr ausgedehnt, je mehr sich der Herzschlauch in Windungen legt und bald eine verhältnissmässig ausserordentliche Grösse erreicht. Hierbei wird ihre vordere Wand zwischen Kopf und Nabel des Embryo ventralwärts bruchsackartig nach aussen hervorgetrieben (Fig. 359 und 189 *h*).

Die Herzbeutelbrusthöhle beginnt sich schon früh gegen die spätere Bauchhöhle schärfer abzugrenzen durch eine Querfalte (Fig. 358 und 359 $z + l$), welche von der vorderen und seitlichen Rumpfwand ihren Ausgang nimmt und dorsal- und medianwärts (Fig. 359 $z + l$) mit freiem Rand in die primitive Leibeshöhle vorspringt. Sie bezeichnet den Weg, welchen das Endstück der Vena omphalo-mesenterica nimmt, um zum Herzen zu gelangen. Später finden sich in der Falte sämmtliche Venenstämme eingebettet, welche in den Vorhofssinus des Herzens einmünden (Fig. 358 u. 359), die Dotter- und die Nabelvenen und die Cuvier'schen Gänge (*d.c*), welche das Blut aus den Rumpfwandungen sammeln. Mit der Entwicklung der Venen steht also die Ausbildung der Querfalte in engstem Zusammenhang. Sie führt den Namen des Septum transversum (Massa transversa, Uskow) und stellt eine quere, die beiden Seitenwandungen des Rumpfes verbindende Substanzbrücke (Fig. 358) dar, die sich zwischen den Venensinus des Herzens und den Magen einschiebt und mit beiden, sowie mit dem ventralen Mesenterium zusammenhängt. Das Septum enthält (Fig. 359 $z + l$) caudalwärts reichliches, embryonales Bindegewebe und Blutgefässe und bildet eine als Vorleber beschriebene Masse, da vom Duodenum her die beiden Leberschläuche (Fig. 358 $lb + lbg$) in sie hineinwachsen und das Netzwerk der Lebercylinder erzeugen. In demselben Maasse, als das geschieht und sich die Lebercylinder vom ventralen Mesenterium aus auch seitlich in das Septum transversum ausbreiten, wird dieses immer dicker und schliesst jetzt zwei verschiedene Anlagen ein, kopfwärts eine Substanzplatte, in welcher die Cuvier'schen Gänge und andere Venen zum Herzen verlaufen, das primäre Zwerchfell, caudalwärts die beiden Leberlappen, welche in die Leibeshöhle vorspringende Wülste bedingen.

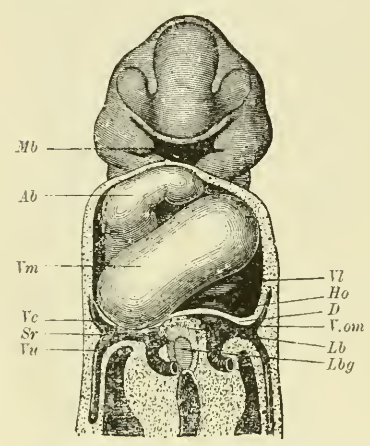


Fig. 358. **Menschlicher Embryo** (*Lg*, His) **von 2,15 mm Nackenlänge.** Constructionsbild nach His (Menschliche Embryonen). Vergr. 40.

Mb Mundbucht. *Ab* Aortenbulbus. *Vm* Ventrikelmitteltheil. *Vc* Vena cava superior oder Ductus Cuvieri. *Sr* Sinus reuniens. *Vu* Vena umbilicalis. *Vl* linker Theil des Ventrikels. *Ho* Herzohr. *D* Diaphragma. *V.om* Vena omphalomesenterica. *Lb* solide Leberanlage. *Lbg* Lebergang.

Durch das Septum transversum wird allmählich die Herzbeutelbrusthöhle von der Bauchhöhle fast vollständig geschieden bis auf zwei enge Canäle (Fig. 359 *brh*) (Brustfortsätze der Rumpfhöhle [His]), welche zu beiden Seiten des an der Wirbelsäule befestigten Darmrohrs eine Verbindung nach hinten herstellen. Die beiden Canäle (*brh*) nehmen die beiden Lungenanlagen (*lg*) auf, wenn sie aus der vorderen Wand des Darmrohrs hervorwachsen. Sie werden später zu den beiden Brust- oder Pleurahöhlen (*brh*), während der mit ihnen communicirende, grössere Raum (*hh*), in welchem sich das Herz entwickelt hat, zur Herzbeutelhöhle wird. Letztere nimmt die ganze Bauchseite des Embryo ein, die Brusthöhlen dagegen liegen ganz dorsalwärts an der hinteren Rumpfwand.

Wie erfolgt nun der Verschluss dieser drei ursprünglich zusammenhängenden Räume, und wie gewinnen sie ihre sehr veränderte, definitive Lage zu einander?

Am frühzeitigsten trennt sich der Herzbeutel ab. Den Anstoss dazu geben die Cuvier'schen Gänge (Fig. 359 *dc*). Ein Stück von ihnen verläuft vom Rücken her, wo es aus dem Zusammenfluss der Jugular- und Cardinalvenen entsteht, an der Seitenwand des Rumpfes nach abwärts zum Septum transversum (Fig. 359 *dc*); es drängt dabei das Brustfell in die Herzbeutelbrusthöhle hinein und erzeugt auf diese Weise die Pleuropericardial- oder Herzbeutelfalte. Indem die Falte immer

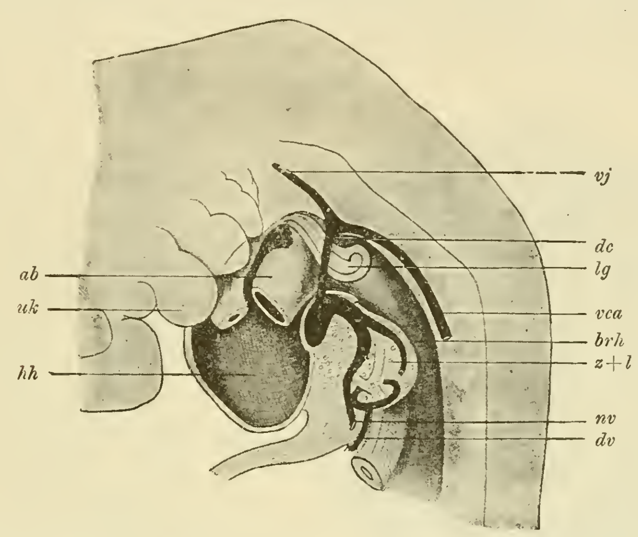


Fig. 359. **Sagittalconstruction eines menschlichen Embryo von 5 mm Nackenlänge** (Embryo *R* His), **um die Entwicklungsgeschichte der Herzbeutelbrusthöhle und des Zwerchfells zu erläutern.** Nach His.
ab Aortenbulbus. *brh* Brusthöhle (Recessus parietalis His). *hh* Herzbeutelhöhle. *dc* Ductus Cuvieri. *dv* Dottervene. *nv* Nabelvene. *vca* Cardinalvene. *vj* Jugularvene. *lg* Lunge. *z+l* Anlage des Zwerchfells und der Leber. *uk* Unterkiefer.

weiter nach innen vorgeschoben wird, verengt sie mehr und mehr die Communication zwischen Herzbeutelhöhle (*hh*) und den beiden Brusthöhlen (*brh*), schliesslich hebt sie dieselbe auf, wenn sie mit ihrem freien Rand bis zu dem Mediastinum posterius, in welchem die Speiseröhre liegt, vorgewachsen ist und mit ihm verschmilzt. Durch diese Wanderung der Cuvier'schen Gänge erklärt sich auch die Lage der später von oben in den Herzvorhof mündenden, oberen Hohlvene, die sich vom Cuvier'schen Gange herleitet. Ursprünglich in der Seitenwand des Rumpfes gelegen, ist sie mit ihrem Endabschnitt später in das Mediastinum eingeschlossen.

Nach Abschluss des Herzbeutels hängen die engen, röhrenförmigen Brusthöhlen (Fig. 359 *brh*) noch eine Zeit lang nach hinten mit der Bauchhöhle zusammen. Die Lungenanlagen (*lg*) wachsen währenddem weiter in sie hinein und treffen schliesslich mit ihren Spitzen auf die obere Fläche der grösser gewordenen Leber. An diesen Stellen kommt es dann auch zum Verschluss. Von der seitlichen und hinteren Rumpfwand springen Falten vor (die Pfeiler Uskow's), verschmelzen mit dem

Septum transversum und bilden so den Dorsaltheil des Zwerchfells. Am Zwerchfell kann man daher einen ventralen, älteren und einen dorsalen, jüngeren Abschnitt unterscheiden.

Wie GEGENBAUR hervorhebt, erklärt sich hieraus die Bahn des Nervus phrenicus, welcher vor Herz und Lungen verläuft und von vorn her zum Zwerchfell herantritt.

Zuweilen unterbleibt die Verschmelzung der dorsalen und ventralen Anlage auf einer Seite. Die Folge einer derartigen Hemmungsbildung ist eine Zwerchfellshernie, d. h. eine dauernde Verbindung der Bauch- und Brusthöhle vermittelst einer Bruchpforte, durch welche Darmschlingen in die Brusthöhle eintreten können.

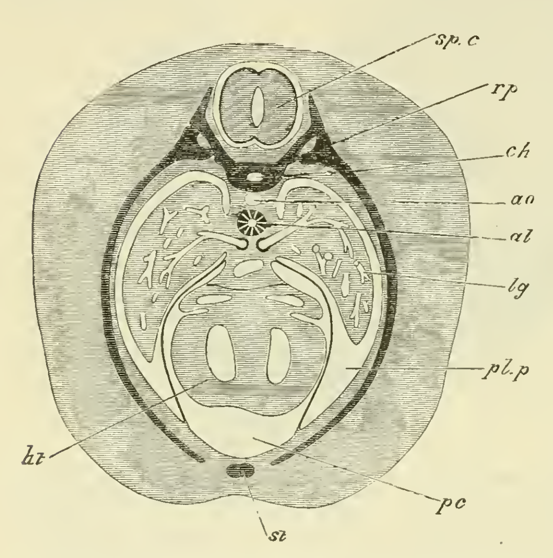


Fig. 360. **Querschnitt durch einen älteren Kaninchenembryo, um die Umwachsung der Pericardialhöhle durch die Pleurahöhlen zu zeigen.** Aus BALFOUR.
ht Herz. *pc* Herzbeutel oder Pericardialhöhle. *pl.p* Brust- oder Pleurahöhle. *lg* Lunge. *al* Darmrohr. *ao* Rückenaorta. *ch* Chorda. *rp* Rippe. *st* Brustbein. *sp.c* Rückenmark.

Wenn sich der Abschluss der vier grossen, serösen Höhlen des Körpers gegen einander vollzogen hat, müssen die einzelnen Organe noch weitgehende Lageveränderungen erfahren, damit der fertige Zustand erreicht wird. Nimmt doch der Herzbeutel Anfangs die ganze ventrale Seite der Brust ein und hängt in grosser Ausdehnung mit der vorderen Brustwand und mit der oberen Fläche des Zwerchfelles zusammen. Ferner ist das Zwerchfell an seiner ganzen unteren Fläche mit der Leber verbunden. Die Lungen liegen versteckt in engen Röhren am Rücken des Embryo.

Bei den Lageveränderungen kommen zwei Factoren in Betracht (Fig. 360). Mit der Ausdehnung der Lungen (*lg*) breiten sich die Brusthöhlen (*pl.p*) immer mehr ventralwärts aus und spalten dabei die Wand des Herzbeutels (*pc*), oder das Pericard einerseits von der seitlichen und vorderen Brustwand, andererseits auch von der Oberfläche des Zwerchfelles ab. So wird das Herz (*ht*) mit seinem Beutel Schritt für Schritt nach der Medianebene verdrängt, wo es zusammen mit den grossen Gefässen (*ao*), mit der Speiseröhre (*al*) und der Luftröhre eine Scheidewand, das Mediastinum, zwischen der stark vergrösserten linken und rechten Brusthöhle bilden hilft. Der Herzbeutel grenzt dann nur noch in einem kleinen Bezirk nach vorn an die Brustwand (*st*), nach unten an das Zwerchfell an.

Der zweite Factor ist die Isolirung der Leber vom primären Zwerchfell, mit welchem sie zum Septum transversum vereint war. Sie geschieht dadurch, dass am Rand der Leber das Bauchfell, welches Anfangs nur ihre untere Fläche überzieht, auch auf die obere Fläche sich schlägt und sie vom primären Zwerchfell ablöst. Ein Zusammenhang erhält sich nur nahe der Rumpfwand. So erklärt sich die Entwicklung des Kranzbandes (Lig. coronarium hepatis), welches in dem Abschnitt, der über den Bandapparat der Leber gehandelt hat (Seite 319), unberücksichtigt bleiben musste.

Das Zwerchfell erhält schliesslich noch seine bleibende Beschaffenheit. indem von der Rumpfwand Muskeln in die Bindegewebslamelle hineinwachsen.

c) Die Umwandlungen im Bereiche des Arteriensystems.

Die Entwicklung der grossen, in der Nähe des Herzens gelegenen Arterienstämme bietet in vergleichend-anatomischer Hinsicht grosses Interesse dar. Wie bei allen Wirbelthieren Schlundbögen zu beiden Seiten des Schlunddarms angelegt werden (dauernd bei den kiemenathmenden Fischen, Dipneusten und einem Theil der Amphibien, vorübergehend bei den höheren Wirbelthieren), so entstehen auch an den entsprechenden Stellen von Seiten des Gefässsystems Gefässbogen, deren Zahl sich nach neueren Untersuchungen auf sechs beläuft (Fig. 361, 1—5). Ihren Ursprung nehmen sie von dem unterhalb des Schlunddarms verlaufenden Truncus arteriosus (Fig. 361 u. 362), ziehen dann den Schlundbogen entlang zur Rückenfläche des Embryo empor und verbinden sich hier auf beiden Seiten der Wirbelsäule zu Längsgefässen, den beiden primitiven Aorten (Fig. 362 *ad*). Sie werden daher auch als die Aortenbogen, besser aber wohl als die Schlundbogengefässe bezeichnet.

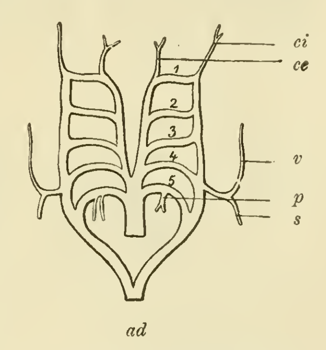


Fig. 361. Schema der Anordnung der Schlundbogengefässe von einem Embryo eines amnioten Wirbelthieres.

1—5 erster bis fünfter Aortenbogen. *ad* Aorta dorsalis. *ci* Carotis interna. *ce* Carotis externa. *v* Vertebralis. *s* Subclavia. *p* Pulmonalis.

Nach Untersuchungen von Boas und Zimmermann, die Hochstetter bestätigt, wird bei den Amnioten zwischen dem vierten und fünften Bogen des in Figur 361 dargestellten Rathke'schen Schemas noch ein Gefässbogen angelegt, der aber unscheinbar bleibt und sich sehr rasch wieder zurückbildet. Demnach beläuft sich die Gesammtzahl der Schlundbogengefässe bei den Amnioten ebenso wie bei den Amphibien auf sechs. Das Schema (Fig. 361) hätte eine dementsprechende, geringfügige Abänderung zu erfahren.

Bei den durch Kiemen athmenden Wirbelthieren gewinnen die Schlundbogengefässe eine Bedeutung für den Athmungsprocess und verlieren frühzeitig ihre einfache Beschaffenheit. Aus ihrem ventralen Anfangsstück nehmen zahlreiche Seitenästchen ihren Ursprung und be-

geben sich zu den Kiemenblättchen, welche aus dem Schleimhautüberzug des Schlundbogens in grosser Anzahl entstanden sind; hier lösen sie sich in dichte Capillarnetze auf. Aus diesen sammelt sich das Blut wieder in Venenstämmchen, die in das obere Ende des Schlundbogengefässes einmünden. Je stärker die ventralen und dorsalen Seitenäste werden, um so mehr wird das Schlundbogengefäss in seinem mittleren Theil unscheinbar. Dann hat es sich aufgelöst in ein Anfangsstück, die Kiemenarterie, die sich in zahlreichen Aesten zu den Kiemenblättchen begiebt, und in ein oberes Stück, die Kiemenvene, welche das Blut wieder aufnimmt. Beide hängen unter einander nur durch dichte Capillarnetze zusammen, welche bei ihrer oberflächlichen Lage in der Schleimhaut für die Entgasung des Blutes die geeigneten Bedingungen bieten.

Da sich nun bei den Amnioten keine Kiemenblättchen entwickeln, kommt es bei ihnen auch nicht zur Bildung von Kiemenarterien und Venen, sondern es behalten die Schlundbogengefässe ihre ursprünglich einfache Beschaffenheit. Sie sind aber zum Theil nur von kurzem Bestand; bald erleiden sie dadurch, dass grössere Strecken vollständig zurückgebildet werden, tiefgreifende Metamorphosen, die sich bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren in etwas verschiedener Weise vollziehen. Hier soll nur eine Darstellung vom Menschen gegeben werden.

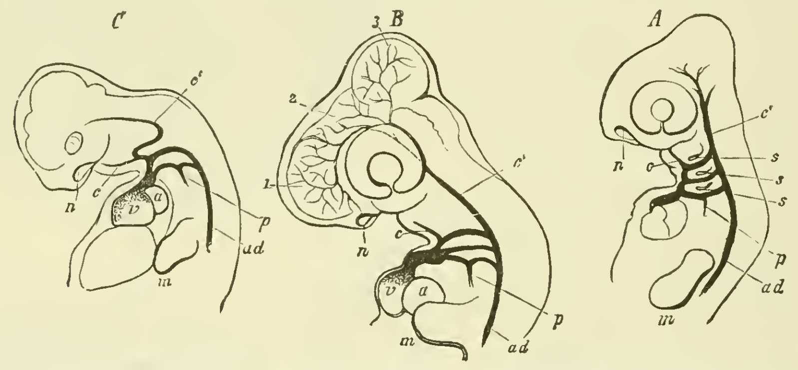


Fig. 362. **Entwicklung der grossen Arterienstämme, dargestellt an Embryonen *A* einer Eidechse, *B* des Hühnchens, *C* des Schweines.** Nach Rathke.

Bei allen sind die beiden ersten Arterienbogen verschwunden. In *A* und *B* bestehen der dritte, vierte und fünfte noch vollständig, in *C* sind nur die beiden letzten noch vollständig.

p Lungenarterie, aus dem fünften Bogen entspringend, aber durch einen Ductus Botalli noch mit der Rückenaorta verbunden. *c*, *c'* äussere, innere Carotis. *ad* Rückenaorta. *a* Vorhof. *v* Ventrikel. *n* Nasengrube. *m* Anlage der Vordergliedmaasse.

Schon bei menschlichen Embryonen, die wenige Millimeter lang sind, theilt sich der aus dem einfachen Herzschlauch hervorgehende Truncus arteriosus in der Nähe des ersten Visceralbogens in einen linken und einen rechten Ast, welche den Schlunddarm umfassen und oben in die beiden primitiven Aorten übergehen. Es ist das erste Paar der Schlundbogengefässe. An nur wenig älteren Embryonen nimmt ihre Anzahl rasch zu dadurch, dass neue Verbindungen zwischen dem ventralen Truncus arteriosus und den dorsalen primitiven Aorten entstehen. Bald kommt noch ein zweites, ein drittes, ein viertes und schliesslich ein fünftes und

sechstes Paar zum Vorschein in derselben Reihenfolge, in der auch beim Menschen wie bei den übrigen Vertebraten die Schlundbogen hinter einander angelegt werden.

Die fünf (resp. sechs) Paar Gefässbogen geben schon frühzeitig an die benachbarten Organe Seitenäste ab, unter welchen mehrere eine grössere Bedeutung gewinnen und zur Carotis externa und interna, zur Vertebralis und Subclavia, sowie zur Pulmonalis werden. Die Carotis externa (Fig. 361 *c.e* u. 362 *c.*) entspringt aus dem Anfang des ersten Schlundbogengefässes und wendet sich zur Ober- und Unterkiefergegend. Die Carotis interna (Fig. 361 *ci* u. Fig. 362 *c'*) entsteht ebenfalls aus ihm, aber weiter dorsalwärts dort, wo die Umbiegung in die Aortenwurzeln erfolgt; sie leitet das Blut zum embryonalen Gehirn und dem sich entwickelnden Augapfel (Arteria ophthalmica). Von der dorsalen Strecke des vierten Gefässbogens (Fig. 361 4) wird ein Ast abgegeben, der sich bald in zwei Zweige spaltet, von denen sich einer kopfwärts zum verlängerten Mark und zum Gehirn begiebt, die Arteria vertebralis (*v*), der andere (*s*) die obere Extremität versorgt (Arteria subclavia). Beide Arterien verändern im Laufe der Entwicklung ihr Caliberverhältniss. Bei jungen Embryonen ist die Vertebralis die weitaus bedeutendere, während die Subclavia nur einen kleinen unscheinbaren Seitenzweig darstellt. Je mehr aber die obere Extremität an Grösse zunimmt, um so mehr bildet sich die Subclavia zum Hauptstamm aus, und sinkt die Vertebralis zum Rang eines Nebenastes herab. Vom letzten Bogen endlich sprossen kleine Zweige zu den sich entwickelnden Lungen hervor (Fig. 361 und 362 *p*).

Wie die kurze Skizze zeigt, ist die Anlage der aus dem Herzen entspringenden Arterienstämme ursprünglich eine streng symmetrische. Frühzeitig aber treten Verkümmerungen einzelner Gefässstrecken bis zum vollständigen Schwund ein; dabei wird auch die symmetrische allmählich in eine asymmetrische Anordnung umgewandelt.

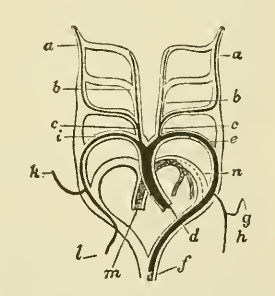


Fig. 363. **Schematische Darstellung der Umwandlung der Schlundbogengefässe beim Säugethier.** Nach RATHKE.

a Carotis interna. *b* Carotis externa. *c* Carotis communis. *d* Körperaorta. *e* vierter Bogen der linken Seite. *f* Rückenaorta. *g* linke, *k* rechte Vertebralarterie. *h* linke, *i* rechte Subclavia (vierter Bogen der rechten Seite). *l* Fortsetzung der rechten Subclavia. *m* Lungenarterie. *n* Ductus Botalli derselben.

Zur Veranschaulichung dieser Umwandlung diene das nebenstehende Schema (Fig. 363), auf welchem die sich rückbildenden Strecken der Gefässbahn hell gelassen, die weiter functionirenden aber durch eine schwarze Linie markirt sind.

Zuerst verschwindet, schon mit dem Eintritt der Nackenbeuge, der erste und zweite Gefässbogen, die Verbindungsstrecke ausgenommen, durch welche das Blut zur Carotis externa (*b*) strömt.

Der dritte Bogen (*c*) bleibt erhalten, verliert aber seinen Zusammenhang mit dem dorsalen Ende des vierten und leitet daher jetzt alles Blut nur nach dem Kopf in die Carotis interna (*a*) hinein, zu deren Anfangsstück er nunmehr geworden ist.

Die Hauptrollen bei der Metamorphose übernehmen der vierte und der letzte (ursprünglich sechste) Bogen (Fig. 362 *C*). Sie übertreffen bald alle anderen Gefässe an Grösse, und da sie dem Herzen am nächsten liegen,

werden sie zu seinen beiden Hauptarterien, zum Aortenbogen und zur Pulmonalis. Eine wichtige Veränderung vollzieht sich an ihrem Ursprung aus dem Truncus arteriosus, wenn er durch die schon früher erwähnte Entwicklung einer Scheidewand seiner Länge nach getheilt wird. Dann bleibt der vierte Bogen (Fig. 363 *e*) mit dem aus der linken Kammer entspringenden Stamm (*d*) in Verbindung und erhält nur von der linken Kammer das Blut zugeführt. Der letzte Bogen (*n*) dagegen bildet die Fortsetzung der aus der rechten Kammer hervorgehenden Hälfte (*m*) des Truncus arteriosus. Somit hat sich die im Herzen angebahnte Scheidung in zwei getrennte Blutströme auch noch auf die nächst gelegenen Gefässe fortgesetzt, doch nur eine kleine Strecke weit; denn das vierte und letzte Paar der Gefässbogen (Fig. 362) ergiessen ihr Blut noch gemeinsam in die Aorta communis (*ad*), mit Ausnahme eines gewissen Quantums, das durch Nebenäste theils zum Kopf (*c*, *c'*) und zur Oberextremität, theils zu den noch kleinen Lungen strömt. Später indessen setzt sich der schon angebahnte Sonderungsprocess im peripheren Gefässgebiet noch weiter fort und führt schliesslich zur Entstehung eines vollständig getrennten, grossen und kleinen Blutkreislaufes. Das Ziel wird erreicht durch Verkümmerung einzelner Gefässstrecken und Zunahme anderer.

Bald macht sich ein Uebergewicht der linksseitigen über die rechtsseitigen Gefässbogen bemerkbar (Fig. 363). Erstere werden immer weiter und grösser, während die der rechten Seite immer unscheinbarer werden und schliesslich streckenweise vollständig verkümmern. Sie erhalten sich bloss insoweit, als sie das Blut in die aus ihnen entspringenden und zum Kopf, den oberen Extremitäten und den Lungen gehenden Seitenäste führen. Vom rechten Aortenbogen bleibt mithin bloss die Strecke erhalten, welche die rechte Carotis communis (*c*) und die rechte Subclavia ($i + l$) abgiebt. Wir bezeichnen sein Anfangsstück als die Arteria anonyma brachiocephalica. Somit wäre jetzt das bleibende Verhältniss hergestellt. Der Rest des rechten vierten Gefässbogens erscheint nur noch als ein Seitenast der Aorta (*e*), die auf der linken Körperhälfte einen Bogen bildet und hier als weitere Seitenäste die Carotis communis sin. (*c*) und Subclavia sin. (*h*) entsendet.

Vom letzten (sechsten) Gefässbogen bildet sich der rechte Theil ebenfalls zurück bis auf die Strecke, welche das Blut zum rechten Lungenflügel leitet. Auf der linken Körperseite dagegen erhält sich der Pulmonalbogen noch längere Zeit und lässt hier einerseits das Blut zum linken Lungenflügel, andererseits durch den Ductus arteriosus Botalli (*n*) in die Aorta strömen. Nach der Geburt bildet sich der Botalli'sche Gang gleichfalls zurück in Zusammenhang mit der Lungenathmung. Denn wenn sich die Lungen mit den ersten Athemzügen ausweiten, sind sie im Stande, eine grössere Quantität Blut in sich aufzunehmen. Die Folge ist, dass in den Ductus Botalli kein Blut mehr einströmt, und dass er sich in einen Bindegewebsstrang umwandelt, welcher eine Verbindung zwischen der Aorta und Pulmonalis herstellt.

Ausser den namhaft gemachten Rückbildungen vollziehen sich währenddessen noch Lageveränderungen an den grossen, vom Herzen entspringenden Gefässstämmen. Sie rücken zugleich mit dem Herzen aus der Halsgegend in die Brusthöhle herab. Hieraus erklärt sich der eigenthümliche Verlauf des Nervus laryngeus inf. oder recurrens. Zur

Zeit, wo der vierte Gefässbogen noch vorn in seinem Bildungsgebiet am vierten Visceralbogen gelegen ist, giebt der Vagus an den Kehlkopf ein kleines Aestchen ab, welches, um zu seinem Endbezirk zu gelangen, von unten her den Gefässbogen umfasst. Wenn nun dieser nach abwärts wandert, so muss durch ihn der Nervus laryngeus bis in die Brusthöhle mit herabgezogen werden und eine Schlinge bilden, deren einer Schenkel sich in der Brusthöhle vom Stamm des Vagus abtrennt, auf der linken Seite um den Aortenbogen, auf der rechten Seite um die Subclavia sich herumschlägt und in den zweiten Schenkel übergeht, welcher eine rückläufige Bewegung nach oben bis zu seinem Innervationsgebiet durchmacht.

Die abgehandelten Entwicklungsprocesse werfen auch ein Licht auf eine Summe von Abnormitäten, die ziemlich häufig bei den grossen Gefässstämmen beobachtet werden. Ich werde von denselben wenigstens zwei der wichtigsten Fälle anführen und erklären.

Zuweilen erhält sich im Bereich der vierten Schlundbogengefässe das ursprünglich symmetrische Verhältniss. Die Aorta theilt sich beim Erwachsenen in einen linken und einen rechten Gefässbogen, welche das Blut in die unpaare Aorta hineinleiten. Aus jedem derselben entspringt wie beim Embryo für sich eine Carotis communis und eine Subclavia.

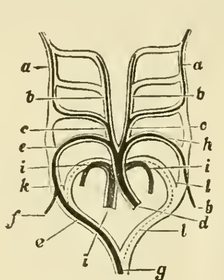


Fig. 364. **Schematische Darstellung der Metamorphose der Arterienbogen bei den Vögeln.** Nach Rathke.

a innere, *b* äussere Carotis. *c* Carotis communis. *d* Körperaorta. *e* vierter Bogen der rechten Seite (Aortenwurzel). *f* rechte Subclavia. *g* Rückenaorta. *h* linke Subclavia (vierter Bogen der linken Seite). *i* Lungenarterie. *k* und *l* rechter und linker Ductus Botalli der Lungenarterien.

Eine andere Abnormität kommt dadurch zu Stande, dass sich der Aortenbogen, statt auf der linken Seite des Körpers, auf der rechten entwickelt, ein Verhältniss, welches in der Classe der Vögel (Fig. 364) als normaler Befund angetroffen wird. Es hängt diese Missbildung immer mit einer veränderten Lage der Brustorgane, einem Situs inversus viscerum, zusammen. — Von anderen Veränderungen im Bereiche des Arteriensystems ist vor allen Dingen noch die Umbildung der primitiven Aorten hervorzuheben. Wie bei den übrigen Wirbelthieren (Fig. 142 *ao*) werden auch beim Menschen eine linke und eine rechte Aorta angelegt. Sie rücken aber später dicht zusammen und verschmelzen unter einander. Hieraus erklärt sich wieder eine Abnormität, die allerdings sehr selten beim Menschen zur Beobachtung gekommen ist. Die Aorta ist in eine linke und eine rechte Hälfte durch eine Längsscheidewand zerlegt: es ist also der Verschmelzungsprocess nicht bis zu Ende vollständig durchgeführt worden.

Als Seitenäste giebt die Aorta frühzeitig ab die unpaare A. mesenterica sup. und mesenterica inferior zum Darmcanal, ferner nahe ihrem hinteren Ende die beiden ansehnlichen Nabelgefässe (Arteriae umbilicales) (Fig. 166 *Al*). Diese verlaufen von der hinteren Wand des Rumpfes an der Seite der Beckenhöhle nach vorn zur Allantois, die sich später in Harnblase und Urachus sondert, biegen hier um und ziehen zu beiden Seiten der Allantois in der Bauchwand zum Nabel, treten in die Nabelschnur ein und lösen sich in der Placenta in ein Capillarnetz auf, aus welchem sich das Blut wieder in der Nabelvene (Vena umbili-

calis) sammelt. Während ihres Verlaufes in der Beckenhöhle geben die Nabelarterien Anfangs unscheinbare Seitenäste ab, die Iliacae internae zu den Beckeneingeweiden, die Iliacae externae zu den als kleine Höcker am Rumpfe hervorsprossenden Extremitäten. Je mehr diese bei älteren Embryonen an Grösse zunehmen, um so ansehnlichere Gefässe werden die Iliacae externae und die ihre Fortsetzung bildenden Femorales.

Nach Abgabe der beiden Nabelarterien ist die Aorta schwächer geworden und erstreckt sich nun noch als ein unscheinbares Gefäss, als Aorta caudalis oder Sacralis media bis zum Ende der Wirbelsäule.

Mit der Geburt tritt auch in diesem Abschnitt des Arteriensystems noch eine wichtige Veränderung ein. Mit der Ablösung der Nabelschnur können die Nabelarterien kein Blut mehr in sich aufnehmen, sie veröden daher mit Ausnahme ihres Anfangsstückes, welches die Arteria iliaca interna und externa als Seitenzweige abgegeben hat und nun als A. iliaca communis bezeichnet wird. Aus den sich rückbildenden Gefässbahnen aber gehen zwei Bindegewebsstränge hervor, die seitlichen Blasennabelbänder (Ligamenta vesico-umbilicalia lateralia), welche links und rechts von der Blase zum Nabel ziehen.

d) Umwandlungen im Bereiche des Venensystems.

Auf dem schwierigen Gebiete, mit welchem wir uns in diesem Abschnitte zu beschäftigen haben, bilden die älteren, vortrefflichen Arbeiten von Rathke und die neueren, verdienstlichen Untersuchungen von His und Hochstetter die Grundlage unseres Wissens. Sie zeigen uns, dass ursprünglich alle Hauptstämme des Venensystems,

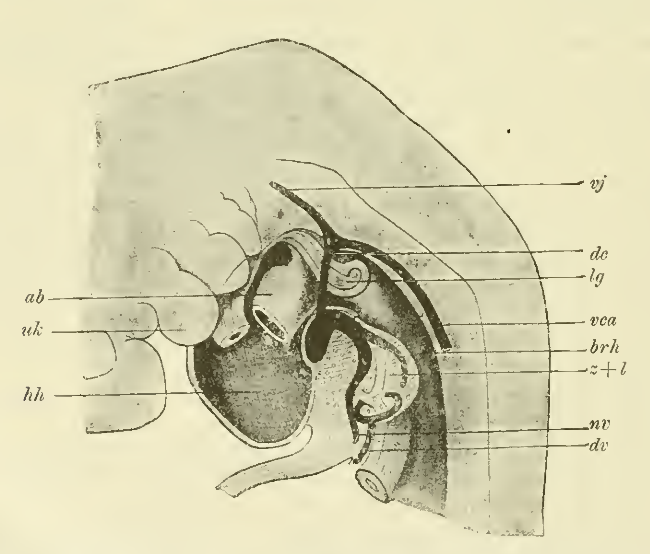


Fig. 365. Sagittalconstruction eines menschlichen Embryo von 5 mm Nackenlänge (Embryo *R* His), **um die Entwicklungsgeschichte der Herzbeutelbrusthöhle und des Zwerchfells zu erläutern.** Nach His.

ab Aortenbulbus. *brh* Brusthöhle (Recessus parietalis His). *hh* Herzbeutelhöhle. *dc* Ductus Cuvieri. *dv* Dottervene. *nv* Nabelvene. *vca* Cardinalvene. *vj* Jugularvene. *lg* Lunge. *z + l* Anlage des Zwerchfells und der Leber. *uk* Unterkiefer.

mit Ausnahme der unteren Hohlvene, paarig und symmetrisch angelegt werden. Dies gilt sowohl für die Stämme, welche das Blut aus den Rumpfwandungen und vom Kopfe aufnehmen, als auch für die Venen des Darmrohrs und der aus ihm entstandenen embryonalen Anhänge.

Was zunächst die Rumpfvenen betrifft, so sammelt sich das venöse Blut am Kopfe in den beiden Jugularvenen (Fig. 365 *vj* und Fig. 366 *A*, *je*, *ji*), welche dorsal von den Schlundspalten nach abwärts ziehen und sich in der Gegend des Herzens mit den Cardinalvenen verbinden (Fig. 365 *v.ca* und Fig. 366 *A*, *ca*). Diese steigen in entgegengesetzter Richtung von unten nach oben in der hinteren Rumpfwand empor und nehmen das Blut besonders aus den Urnieren in sich auf. Aus dem Zusammenfluss beider Venen entstehen die Cuvier'schen Gänge (Fig. 365, 366 *A*, *dc*), aus denen sich später die beiden oberen Hohlvenen entwickeln. Eine derartige symmetrische Anordnung zeigt das Rumpfvenensystem zeitlebens bei den Fischen.

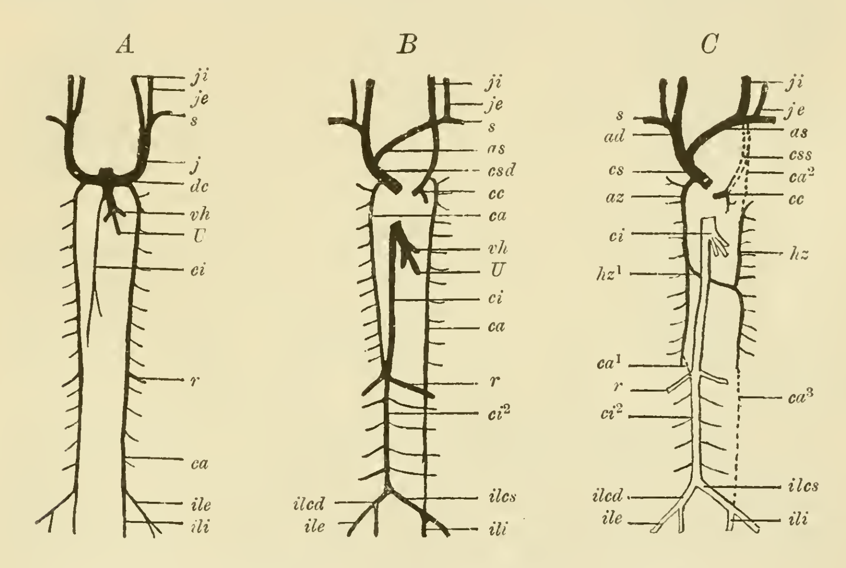


Fig. 366. **Schema zur Entwicklung des Körpervenensystems.**
dc Ductus Cuvieri. *je*, *ji* Vena jugularis externa, interna. *s* V. subclavia. *vh* V. hepatica revehens. *U* V. umbilicalis. *ci* (ci^2) V. cava inferior. *ca* (ca^1, ca^2, ca^3) V. cardinalis. *ilcd*, *ilcs* V. iliaca communis dextra u. sinistra. *ad*, *as* V. anonyma brachiocephalica dextra und sinistra. *cs* V. cava superior. *css* verkümmertes Stück der V. cava superior sinistra. *cc* V. coronaria cordis. *az* V. azygos. *hz* (hz^1) V. hemiazygos. *ile* V. iliaca externa. *ili* V. iliaca interna. *r* V. renalis.

Die Cuvier'schen Gänge liegen auf den frühesten Stadien eine Strecke weit in der Seitenwand der Herzbeutelbrusthöhle, wo sie vom Rücken zur Vorderwand des Rumpfes herabziehen (Fig. 365); hier angelangt, treten sie, um zum Vorhof des Herzens zu gelangen, in das Septum transversum ein (Mesocardium laterale Kölliker's). Dieses wichtige embryonale Gebilde stellt einen Sammelpunkt für alle in das Herz einmündenden Venenstämme dar. In ihm gesellen sich zu den Cuvier'schen Gängen auch noch die Eingeweidevenen hinzu (Fig. 358 *Vom* u. *Vu* und Fig. 365 *dv* u. *nv*), die paarigen Dotter- und Nabel-

venen, und verbinden sich unter einander zu dem gemeinsamen Venensinus, der schon bei der Entwicklung des Herzens (S. 521) erwähnt wurde und unmittelbar zwischen Vorhof und Septum transversum gelegen ist.

Die beiden Dottervenen (Venae omphalomesentericae) führen das Blut aus dem Dottersack zurück, sie sind die beiden ältesten und stärksten Venenstämme des Körpers, werden aber in demselben Maasse unscheinbarer, als der Dottersack zum Nabelbläschen einschrumpft. Sie laufen nahe bei einander am Darmrohr entlang und kommen seitlich von Duodenum und Magen zu liegen, wo sie schon frühzeitig durch quere Anastomosen verbunden werden.

Auch die Nabelvenen (Venae umbilicales) sind ursprünglich doppelt. Anfangs sehr klein, werden sie später im Gegensatz zu den Dottervenen immer ansehnlicher, je bedeutender sich die Placenta entwickelt, aus welcher sie das Blut zum Embryo zurückleiten. Im embryonalen Körper finden sich die Nabelvenen am Beginn ihres Auftretens in die seitliche Bauchwand (Fig. 358 *Vu*) eingebettet, in welcher sie ebenfalls zu dem Septum transversum und dem Venensinus (*sr*) hinziehen.

Später als alle diese paarigen Stämme wird die untere Hohlvene angelegt (Fig. 366 *A*, *ci*). Sie tritt von Anfang an als ein unscheinbares, unpaares Gefäss (beim Kaninchen am zwölften Tage) (Hochstetter) rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf und verbindet sich caudalwärts mit den Cardinalvenen durch seitliche Anastomosen. Am Herzen mündet sie in den Venensinus.

Von dieser Urform des Venensystems (Fig. 366 *A*) sind die bleibenden Verhältnisse beim Menschen abzuleiten. Hierbei treten besonders drei Umwandlungen in den Vordergrund: 1) Die Venen münden statt in einen Venensinus direct in den Herzvorhof ein. 2) Die symmetrische Anordnung im Gebiet der Cuvier'schen Gänge, der Jugular- und Cardinalvenen macht einer asymmetrischen Anordnung Platz unter Rückbildung oder Verkümmerung einiger Hauptstämme. 3) Mit der Entwicklung der Leber bildet sich ein besonderer Pfortaderkreislauf aus.

Die erstgenannte Umwandlung vollzieht sich in der Weise, dass der Venensinus selbst in den Vorhof mit aufgenommen wird. Zuerst in dem Septum transversum eingeschlossen, hebt er sich über das obere Niveau desselben hervor, löst sich von ihm ab und kommt als Anhang des Vorhofs in die vordere Rumpfhöhle zu liegen. Schliesslich verschmilzt er vollständig mit dem Herzen und liefert den glatten Bezirk der Vorhofswand, welcher der Kammmuskeln entbehrt (His). In ihm finden sich die getrennten Mündungen der Cuvier'schen Gänge, der späteren oberen Hohlvenen und eine besondere Mündung für die von unten kommenden Eingeweidevenen (für die spätere V. cava inferior).

Die Umwandlungen im Gebiet der Cuvier'schen Gänge beginnen mit einer Veränderung ihrer Lage. Ihr Verlauf von oben nach unten wird ein steilerer. Dabei treten sie ebenso, wie der Venensinus, aus dem Niveau des Septum transversum und der seitlichen Rumpfwand nach innen hervor und heben die sie überziehende, seröse Membran als eine sichelförmige Falte empor, die zur Bildung des Herzbeutels beiträgt und schon früher als Pleuropericardialfalte beschrieben wurde. Indem diese mit dem Mediastinum verwächst, gerathen die Cuvier'schen Gänge aus der Rumpfwand in das Mediastinum hinein und kommen in der Medianebene näher an einander zu liegen. Unter ihren Zuflussbahnen gewinnen die Jugularvenen immer mehr die Oberhand über

die Cardinalvenen aus einer dreifachen Ursache (Fig. 367 *B*). Einmal eilt der obere Körperabschnitt und namentlich das Gehirn im Wachsthum dem hinteren Körperabschnitt weit voraus, und zweitens erwächst in diesem den Cardinalvenen eine Concurrenz in der unteren Hohlvene, welche an ihrer Stelle die Ableitung des Blutes übernimmt. Drittens münden, wenn sich die vorderen Gliedmaassen anlegen, noch die Venae subclaviae (*s*) in die V. jugulares ein. In Folge dessen erscheint jetzt ihr unterer Abschnitt von der Einmündung der V. subclavia an als die unmittelbare Fortsetzung des Cuvier'schen Ganges und wird mit ihm zusammen als obere Hohlvene bezeichnet (Fig. 367 *B*, *csd*).

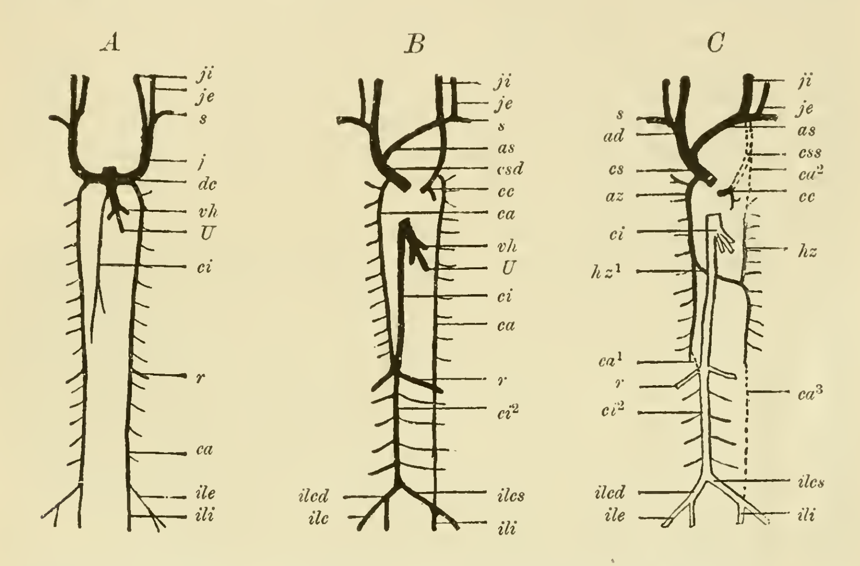


Fig. 367. Schema zur Entwicklung des Körpervenensystems.
dc Ductus Cuvieri. *je*, *ji* Vena jugularis externa, interna. *s* V. subclavia. *vh* V. hepatica revehens. *U* V. umbilicalis. *ci* (ci^2) V. cava inferior. *ca* (ca^1, ca^2, ca^3) V. cardinalis. *ilcd*, *ilcs* V. iliaca communis dextra u. sinistra. *ad*, *as* V. anonyma brachiocephalica dextra und sinistra. *cs* V. cava superior. *css* verkümmertes Stück der V. cava superior sinistra. *cc* V. coronaria cordis. *az* V. azygos. *hz* (hz^1) V. hemiazygos. *ile* V. iliaca externa. *ili* V. iliaca interna. *r* V. renalis.

Zwischen linker und rechter Seite besteht in der Verlaufsrichtung der oberen Hohlvenen ein Unterschied, welcher, wie Gegenbaur hervorhebt, für die sich beim Menschen ausbildende Asymmetrie die Veranlassung wird. Während die rechte, obere Hohlvene (Fig. 367 *B*, *csd*) mehr gerade von oben nach unten zum Herzen herabsteigt, muss die linke (*css*) einen etwas längeren Weg beschreiben. Mit ihrem Endabschnitt krümmt sie sich von links nach rechts um die hintere Wand des Vorhofs, wo sie in die Kranzfurche eingebettet wird und noch das Blut aus den Kranzvenen (*cc*) des Herzens aufnimmt.

Bei den Reptilien, Vögeln und vielen Säugethieren erhält sich ein derartiges Stadium mit zwei oberen Hohlvenen dauernd; beim Menschen besteht es nur in den ersten Monaten. Dann kommt es zu einer theilweisen Rückbildung der linken oberen Hohlvene. Eingeleitet wird die Rückbildung dadurch, dass sich zwischen dem linken und rechten Stamme

eine quere Anastomose (Fig. 367 *B*, *as*) ausbildet. Diese führt das Blut von der linken auf die rechte Seite herüber, wo die Bedingungen für den Rückfluss des Blutes zum Herzen günstigere sind. In Folge dessen wird der Endabschnitt der rechten Hohlvene bedeutend stärker, der Endabschnitt der linken dagegen in demselben Grade schwächer. Schliesslich tritt hier eine vollständige Verödung der Blutbahn ein (Fig. 367 *C*, *css*) bis auf den in der Kranzfurche eingeschlossenen Theil (*cc*). Letzterer erhält sich offen, da ihm die Herzvenen Blut zuführen, und wird jetzt als Sinus coronarius unterschieden.

Ein in mancher Beziehung ähnlicher Vorgang wiederholt sich bei den Cardinalvenen (Fig. 367 *A*, *ca*). Dieselben sammeln das Blut aus den Urnieren und der hinteren Rumpfwand, aus der Beckenhöhle und aus den hinteren Extremitäten. Aus der Beckenhöhle nehmen sie die Venae hypogastricae (*il.i*) und von den Extremitäten die V. iliacae externae (*il.e*) und ihre Fortsetzung, die V. crurales, auf. Auf diese Weise sind die Cardinalvenen ursprünglich, wie bei den Fischen, die Hauptsammelstämme der unteren Rumpfhälfte. In der Folgezeit aber verlieren sie an Bedeutung, indem an ihrer Stelle die untere Hohlvene zum Hauptsammelstamm wird.

Die Entwicklung der unteren Hohlvene ist erst in den letzten Jahren durch Hochstetter aufgeklärt worden. Nach seinen Untersuchungen hat man an ihr zwei Strecken zu unterscheiden, welche ihrem Ursprung nach verschieden sind, eine kürzere, vordere, und eine längere, hintere Strecke. Erstere tritt, wie schon erwähnt, als ein unscheinbares Gefäss rechterseits von der Aorta im Gewebe zwischen beiden Urnieren auf (Fig. 367 *A* u. *B*, *ci*), letztere dagegen entwickelt sich später aus dem hinteren Abschnitt der rechten Cardinalvene (Fig. 367 *B*, ci^2). Es verbindet sich nämlich der vorn selbständig entstandene Theil der unteren Hohlvene bald nach seiner Anlage in der Gegend der Vena renalis (*r*) durch Queräste mit den beiden Cardinalvenen. In Folge dieses vergrösserten Zuflussgebietes nimmt er bald an Weite bedeutend zu, und da er günstigere Bedingungen für die Ableitung des Blutes aus der unteren Körperhälfte als der obere Abschnitt der Cardinalvenen darbietet, wird er endlich die Hauptbahn.

Wenn das bis jetzt beschriebene Stadium zum bleibenden Zustand würde (Fig. 367 *B*), so würden wir eine untere Hohlvene erhalten, die in der Gegend der Nierenvenen (*r*) sich in zwei Parallelstämme gabelt, die zu beiden Seiten der Aorten zum Becken herabsteigen. Wie bekannt, finden sich solche Fälle unter den Varietäten des Venensystems; sie lassen sich von dem eben beschriebenen Entwicklungsstadium als Hemmungsbildungen herleiten. Sie kommen aber nur selten zur Beobachtung, denn beim normalen Verlauf der Entwicklung bildet sich frühzeitig eine Asymmetrie zwischen den unteren Abschnitten der beiden Cardinalvenen aus, von dem Augenblick, wo diese sich mit der Anfangsbahn der unteren Hohlvene durch Anastomosen verbunden haben. Der rechte Abschnitt erhält nämlich das Uebergewicht, erweitert sich und bleibt schliesslich allein bestehen (Fig. 367 *B* u. *C*), während der linke im Wachsthum zurückbleibt und eingeht. Es erklärt sich dies aus zwei Verhältnissen. Einmal liegt die rechte Cardinalvene (ci^2) mehr in der directen Verlängerung der unteren Hohlvene, als es bei der linken der Fall ist und findet sich auf diese Weise unter günstigeren Bedingungen; zweitens bildet sich in der Beckengegend zwischen beiden Cardinalvenen eine Anastomose aus (*il.c.s*), welche das Blut der linken V. hypogastrica

und der linken V. iliaca externa und cruralis auf die rechte Seite übergeleitet. Durch diese Anastomose, welche zur Vena iliaca communis sinistra wird, wird das zwischen Nierenvene und Becken gelegene Stück der linken Cardinalvene (Fig. 367 *C*, *c.a*³) ausser Function gesetzt und verfällt mit der Rückbildung der Urniere gleichfalls dem Untergang. Die rechte Cardinalvene ist nun eine Strecke weit zur directen Fortsetzung der unteren Hohlvene geworden, und zwar liefert sie den Abschnitt derselben, welcher zwischen der Nierenvene und der Theilung in die Venae iliacae communes gelegen ist (Fig. 367 *B* u. *C*, *ci*²).

Während der Bauchtheil der linken Cardinalvene (Fig. 367 *C*, *ca*³) eingeht und der entsprechende Abschnitt von der rechten Cardinalvene das untere Stück der unteren Hohlvene (*ci*²) liefert, bleiben ihre Brusttheile in reducirter Form bestehen; denn sie nehmen aus den Intercostalräumen das Blut auf (Fig. 367 *B*, *ca*). Hier ist jetzt noch eine letzte Metamorphose nachzutragen, durch welche ebenfalls eine Asymmetrie zwischen beiden Körperhälften herbeigeführt wird. Im Brusttheil des Körpers werden die ursprünglichen Circulationsverhältnisse durch die Rückbildung der linken, oberen Hohlvene verändert (Fig. 367 *C*, *css*). Der directe Abfluss der linken Cardinalvene zum Vorhof wird erschwert und hört schliesslich unter Rückbildung der als *ca*² bezeichneten Wegstrecke ganz auf. Währenddem nimmt eine Anastomose (*hz*¹), die sich in querer Richtung vor der Wirbelsäule und hinter der Aorta zwischen den entsprechenden, beiderseitigen Gefässen gebildet hat, das Blut der linken Körperhälfte auf und leitet es auf die rechte über. Auf diese Weise wird der Brusttheil der linken Cardinalvene und ihre Anastomose zur linken Vena hemiazygos (*hz* u. *hz*¹), die rechte an Stärke überwiegende Cardinalvene wird zur Azygos (*az*).

Somit ist nach vielen Umwegen der bleibende Zustand im Bereich des Rumpfvenensystems mit seiner Asymmetrie und seinem Uebergewicht der Venenstämme in der rechten Körperhälfte erreicht.

Eine dritte Reihe von Umwandlungen, die wir jetzt noch in das Auge zu fassen haben, betrifft die Entwicklung eines Leberkreislaufs.

Derselbe erhält sein Blut auf verschiedenen Stadien der Embryonalentwicklung aus wechselnden Quellen, eine Zeit lang aus den Dottervenen, während einer zweiten Periode aus der Nabelvene und nach der Geburt endlich wieder aus den Darmvenen, aus der Pfortader. Dieser dreifache Wechsel findet seine Erklärung in den Wachsthumsverhältnissen der Leber, des Dottersacks und der Placenta. Solange die Leber klein ist, genügt das vom Dottersack kommende Blut zu ihrer Ernährung. Wenn sie sich dann aber in sehr beträchtlicher Weise vergrössert, während der Dottersack im Gegentheil verkümmert, müssen andere Blutbahnen, jetzt die Nabelvenen, Ersatz schaffen. Wenn schliesslich der Placentarkreislauf mit der Geburt aufhört, können die Venenstämme des Darmcanals, die mittlerweile sehr ansehnlich geworden sind, den Bedarf decken.

Diese Gesichtspunkte sind im Auge zu behalten, um die wechselnden Circulationsverhältnisse in der Leber und die tiefgreifenden Veränderungen zu verstehen, denen die zur Leber in Beziehung tretenden Venenstämme, die Dotter- und Nabelvenen und die Pfortader, bei der wechselnden Blutzufuhr naturgemäss unterworfen sind.

Wenn die Lebergänge aus dem Duodenum in das ventrale Darmgekröse und Septum transversum hineinwachsen und Sprossen treiben,

umfassen sie die beiden am Darm verlaufenden Dottervenen, die an dieser Stelle durch ringförmige, das Duodenum umgebende Queranastomosen (Sinus annularis, His) zusammenhängen (Fig. 365 *dv*). Sie werden von ihnen durch Abgabe von Seitenzweigen mit Blut versorgt. Je mehr sich die Leber vergrössert, um so ansehnlicher werden die Seitenzweige (Venae hepaticae advehentes) und lösen sich (Fig. 216) zwischen dem Netzwerk der Lebercylinder (*lc*) in ein Capillarnetz (*g*) auf, aus welchem sich am dorsalen Rande der Leber wieder stärkere, ableitende Gefässe (Venae hepaticae revehentes) sammeln und das Blut in das am Vorhof einmündende Endstück der Dottervenen zurückführen. In Folge dessen wird die zwischen den Venae hepaticae advehentes und revehentes gelegene Bahn der Dottervene immer unscheinbarer und verödet schliesslich ganz, indem alles Blut vom Dottersack für den Leberkreislauf verwendet wird. Es vollzieht sich hier im Grossen derselbe Process wie bei den kiemenathmenden Wirbelthieren an den Gefässen der Schlundbogen, die auch mit der Entstehung der Kiemenblättchen in Kiemenarterien, Kiemenvenen und ein dazwischen geschaltetes Capillarnetz aufgelöst werden.

Schon frühzeitig nehmen die zwei Nabelvenen am Leberkreislauf Theil. Sie verlaufen ursprünglich von der Nabelschnur an in der vorderen Bauchwand (Fig. 358 *Vu*), aus welcher sie Seitenzweige beziehen, und treten dann über der Leberanlage in den Venensinus (*Sr*). Sie schlagen somit einen ganz anderen Weg ein als später, wo sich das Endstück der Nabelvene unter der Leber vorfindet. Nach His findet die Verlegung ihrer Bahn in folgender Weise statt: Die rechte Nabelvene verkümmert theilweise (wie auch beim Hühnchen, Seite 516) und wird, soweit sie erhalten bleibt, zu einer Bauchdeckenvene. Die linke Nabelvene dagegen giebt am Septum transversum Anastomosen zu benachbarten Venen ab, von welchen eine sich unter der Leber zum Ringsinus der Dottervenen begiebt und dadurch einen Theil des Placentarblutes in den Leberkreislauf überleitet. Da bei ihrem raschen Wachsthum die Leber einer grossen Blutzufuhr bedarf, wird bald die Anastomose zur Hauptbahn und nimmt schliesslich unter Verkümmerung der ursprünglichen Strecke alles Nabelvenenblut auf. Dieses circulirt, mit dem Blut des Dottersacks gemischt, in den von den Dottervenen aus entwickelten Bahnen, in den Venae hepaticae advehentes und revehentes durch die Leber; es fliesst darauf in den Vorhof durch das Endstück der Dottervene. Letzteres nimmt auch die untere Hohlvene, welche zu dieser Zeit noch unscheinbar ist, in sich auf und kann daher schon jetzt, im Hinblick auf die fertigen Zustände, als Herzende der unteren Hohlvene bezeichnet werden.

Während einer kurzen Periode muss alles Placentarblut, um zum Herz zu gelangen, erst den Leberkreislauf durchmachen. Ein directer Abfluss zur unteren Hohlvene durch den Ductus venosus Arantii existirt noch nicht. Ein solcher aber wird von dem Moment an nothwendig werden, wo durch das Wachsthum des Embryo und der Placenta das Nabelvenenblut an Menge so zugenommen hat, dass der Leberkreislauf es nicht zu fassen vermag. Dann entwickelt sich aus Anastomosen eine directere Zweigbahn, der Ductus venosus Arantii (Fig. 368 *d. A*) zwischen Nabel- (*n.v*) und unterer Hohlvene (*c.i''*) an der unteren Fläche der Leber. Es tritt so das Verhältniss ein, welches bis zur Geburt bestehen bleibt: an der Leberpforte theilt sich das Placentarblut (*nv*) in zwei

Ströme. Der eine Strom geht direct durch den Ductus venosus Arantii (*d.A*) in die untere Hohlvene (*c.i''*), der andere Strom macht den Umweg durch die Venae hepaticae advehentes (*ha.s* u. *ha.d*) in die Leber; er vermischt sich hier mit dem der Leber durch die Dottervene (*pf.a*) zugeführten Blut des Dottersacks und des inzwischen vergrösserten Darmcanals und gelangt schliesslich durch die Venae hepaticae revehentes (*hr*) gleichfalls in die untere Hohlvene (*c.i''*).

Ueber die Entwicklung der Pfortader ist jetzt noch Einiges nachzutragen. Sie ist in der Figur 368 als ein unpaares Gefäss (*pf. a*) zu sehen. Sie mündet in die rechte zuführende Lebervene ein, bezieht ihre Ursprungswurzeln aus dem Gebiet des Darmcanals und führt von ihm das Venenblut in den rechten Leberlappen hinein. Ihre Entstehung leitet sich von den beiden primitiven Dottervenen her.

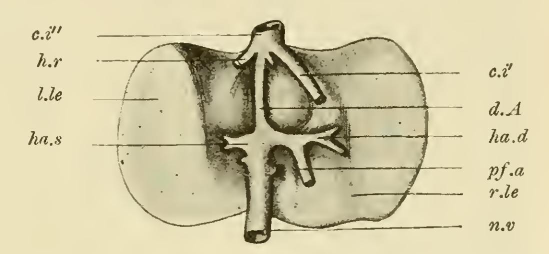


Fig. 368. **Leber eines achtmonatlichen menschlichen Embryo von der unteren Fläche gesehen.** Aus Gegenbaur.

l.le linker Leberlappen. *r.le* rechter Leberlappen. *n.v* Nabelvene. *d.A* Ductus venosus Arantii. *pf.a* Pfortader. *ha.s*, *ha.d* Vena hepatica advehens sinistra und dextra. *h.r* Vena hepatica revehens. *c.i'* Cava inferior. *c.i''* Endstück der Cava inferior, welches die Venae hepaticae revehentes (*h.r*) aufnimmt.

Nach der Darstellung von His verschmelzen die beiden Dottervenen auf der Strecke, wo sie dicht neben einander am Darmcanal hinlaufen; auf der Strecke dagegen, wo sie zur Leber treten und durch 2 ringförmige, das Duodenum umgreifende Anastomosen zusammenhängen, entsteht ein unpaarer Stamm dadurch, dass vom unteren Ring die rechte, vom oberen die linke Hälfte verkümmert. Die so entstandene Pfortader läuft daher erst links um das Duodenum nach hinten herum und kommt dann an seiner rechten Seite hervor; sie bezieht ihr Blut theils von dem Dottersack, theils von dem Darmcanal durch die Vena mesenterica. Die erste Quelle versiegt später mit der Rückbildung des Dottersacks, die andere aber wird immer ergiebiger mit der Vergrösserung des Darms, des Pancreas und der Milz und führt in den letzten Monaten der Schwangerschaft einen starken Strom der Leber zu.

Die Veränderungen, welche zur Zeit der Geburt noch eintreten, sind leicht zu verstehen (Fig. 368). Mit der Ablösung der Nachgeburt hört der Placentarkreislauf auf. Die Nabelvene (*nv*) führt kein Blut mehr der Leber zu. Ihre Strecke vom Nabel bis zur Leberpforte verödet und geht in ein faseriges Band (das Ligamentum hepato-umbilicale, oder L. teres hepatis) über. Desgleichen liefert der Ductus Arantii (*d.A*) das bekannte, in der linken Sagittalfurche eingeschlossene Band (Ligamentum venosum). Die linke und rechte Vena hepatica advehens (*ha.s* und *ha.d*) erhalten nun wieder ihr Blut, wie es am ersten Anfang der Entwicklung der Fall war, vom Darmcanal durch die Pfortader (*pf. a*).

Nachdem wir mit den morphologischen Vorgängen im Einzelnen bekannt geworden sind, schliesse ich den Abschnitt über das Gefässsystem mit einer kurzen Skizze des embryonalen Blutkreislaufes vor der Geburt. Für ihn ist charakteristisch, dass noch keine

Scheidung in zwei gesonderte Kreisläufe, in den grossen oder Körperkreislauf und in den kleinen oder Lungenkreislauf, erfolgt ist, dass ferner in den meisten Gefässen weder rein arterielles noch rein venöses, sondern gemischtes Blut circulirt. Rein arterielles Blut enthält nur die von der Placenta herkommende Nabelvene, von der aus wir den Kreislauf verfolgen wollen.

An der Leber angelangt, theilt sich der Strom der Nabelvene in zwei Arme. Ein Strom geht direct durch den Ductus Arantii in die untere Hohlvene und mischt sich hier mit dem venösen Blut, welches von den hinteren Extremitäten und den Nieren zum Herzen zurückfliesst. Der andere Strom geht durch die Leber, wo sich ihm das venöse vom Darm herrührende Blut der Pfortader zugesellt, und gelangt auf diesem Umweg durch die Venae hepaticae revehentes gleichfalls in die untere Hohlvene. Aus ihr fliesst das gemischte Blut in den rechten Vorhof, wird aber in Folge der Stellung der Eustachischen Klappe und da das ovale Loch noch offen ist, durch dieses in den linken Vorhof zum grössten Theil übergeleitet. Der andere, kleinere Theil vermischt sich wieder mit dem venösen Blut, welches die obere Hohlvene vom Kopf, von den oberen Extremitäten und durch die V. azygos von den Rumpfwandungen gesammelt hat, und wird in die rechte Kammer, von hier in die Pulmonalis getrieben. Diese giebt einen Theil ihres stark venösen Blutes an die Lungen, den anderen Theil durch den Ductus Botalli an die Aorta ab, wo er sich dem arterielleren, aus der linken Kammer kommenden Strom hinzugesellt.

Das Blut der linken Kammer rührt besonders aus der unteren Hohlvene her, zum kleineren Theil aus den Lungen, welche ihr Blut, das zu dieser Zeit venös ist, in den linken Vorhof ergiessen. Es wird in den Aortenbogen getrieben und theils durch seine Seitenäste an den Kopf und die oberen Gliedmaassen (Carotis communis, Subclavia) abgegeben, theils nach abwärts in die Aorta descendens weitergeleitet, wo sich mit ihm der venösere Blutstrom aus dem Botalli'schen Gang von der rechten Herzkammer vereinigt. Das gemischte Blut wird an den Darmcanal und die unteren Gliedmaassen vertheilt, hauptsächlich aber gelangt es durch die beiden Nabelarterien in die Placenta, wo es wieder arteriell gemacht wird.

In der Vertheilung des Blutes in dem vorderen und dem hinteren Körperabschnitt ist ein beachtenswerther Unterschied leicht zu erkennen. Der erstere erhält durch die Carotis und Subclavia ein arterielleres Blut zugeführt als der letztere, da sich dem Strom in der Aorta descendens noch das venösere Blut der rechten Kammer durch den Botalli'schen Gang hinzugesellt. Namentlich in der Mitte der Schwangerschaft ist dieser Unterschied bedeutend. Man hat hierauf das raschere Wachsthum des oberen Körpertheils im Vergleich zum unteren zurückzuführen versucht.

Wie die Skizze gezeigt hat, findet überall eine Vermischung verschiedener Blutarten statt; sie ist freilich in den einzelnen Monaten des embryonalen Lebens keine gleichmässige, da ja die einzelnen Organe ihre Grösse in ungleicher Weise verändern, und da namentlich die Lungen später mehr Blut aufzunehmen im Stande sind, da ferner das ovale Loch und der Botalli'sche Gang in den letzten Monaten enger werden. In Folge dieser Momente gelangt schon vor der Geburt weniger Blut aus der unteren Hohlvene in den linken Vorhof und ebenso weniger

Blut aus der Pulmonalarterie in die absteigende Aorta, als es in früheren Monaten der Fall war. So wird allmählich gegen das Ende der Schwangerschaft eine Scheidung in ein linkes und ein rechtes Herz mit ihren getrennten Blutbahnen eingeleitet (Hasse). Vollständig aber wird sie fast mit einem Schlag erst in Folge der Geburt.

Grosse Veränderungen werden jetzt herbeigeführt durch den Eintritt der Lungenathmung und durch den Wegfall des Placentarkreislaufs. Beide Momente wirken zusammen dahin, dass der Blutdruck im linken Herzen erhöht, im rechten Herzen herabgesetzt wird. Herabgesetzt wird der Blutdruck, da aus der Nabelvene kein Blut mehr in den rechten Vorhof einströmt und da die rechte Kammer an die sich ausweitende Lunge mehr Blut abgeben muss. In Folge dessen schliesst sich der Botalli'sche Gang (Fig. 363 *n*) und wird dann zum gleichnamigen Band (Ligamentum Botalli) umgewandelt. Da ferner aus der Lunge mehr Blut jetzt in den linken Vorhof strömt, steigt in diesem der Druck, und da er im rechten Vorhof gleichzeitig sinkt, kommt es in Folge der besonderen Klappenvorrichtungen zum Verschluss des ovalen Loches. Es legt sich nämlich die Vavulva foraminis ovalis mit ihren Rändern an den Limbus Vieussenii fest an und verwächst mit ihm.

Durch den Verschluss des ovalen Lochs und des Botalli'schen Ganges ist die vor der Geburt schon angebahnte Scheidung in einen grossen Körperkreislauf und einen kleinen Lungenkreislauf vollendet.

Am Schluss des Abschnittes über die Entwicklung des Blutgefässsystems sei noch mit wenigen Worten eines Organs gedacht, welches in der descriptiven Anatomie meist bei den Organen des Kreislaufs besprochen zu werden pflegt — der Milz. Entwicklungsgeschichtlich ist über dieselbe nur wenig zu berichten. Bei menschlichen Embryonen von 7 mm Länge wurde ihre erste Anlage schon im Mesogastrium, in der Nähe des Magens, von His aufgefunden. Ueber die Abstammung des die Milzanlage bildenden Zellmaterials sind Maurer und Laguesse zu verschiedenen Ergebnissen gelangt.

Nach Maurer stammt die Milzanlage vom Darmepithel ab. Bei Amphibienlarven, die seine Untersuchungsobjecte gewesen sind, wandern aus dem Epithel des Magens einzelne Zellen aus, dringen als Wanderzellen in das Mesogastrium hinein, wobei sie die Scheiden der Darmarterien als Weg benutzen, und sammeln sich hier zu einem kleinen Häufchen in der Nähe des Magens an. Nach Laguesse dagegen, der Fischembryonen untersucht hat, entsteht die Milz durch Wucherung von Mesenchymzellen in unmittelbarer Beziehung zu den Aesten der späteren Pfortader. Beim Menschen werden die Malpighi'schen Körperchen der Milz erst kurze Zeit vor der Geburt deutlich erkennbar.

Zusammenfassung.

Entwicklung des Herzens.

1) In der ersten Anlage des Herzens lassen sich zwei verschiedene Typen bei den Wirbelthieren unterscheiden.

Erster Typus. Bei Cyclostomen, Selachiern, Ganoiden, Amphibien entwickelt sich das Herz von Anfang an unpaar an der

unteren Fläche der Kopfdarmhöhle im ventralen Darmgekröse, welches dadurch in ein Mesocardium anterius und posterius zerlegt wird.

Zweiter Typus. Bei Vögeln und Säugethieren entwickelt sich das Herz aus zwei getrennten Hälften, welche nachträglich unter einander zu einem einfachen und dann wie beim ersten Typus gelagerten Schlauch verschmelzen.

2) Der zweite Typus ist von dem ersten abzuleiten und aus einer Anpassung an den grossen Dottergehalt des Eies zu erklären, indem sich das Herz schon zu einer Zeit anlegt, wo die Darmplatte noch auf dem Dotter flächenartig ausgebreitet und noch nicht zur Kopfdarmhöhle zusammengefaltet ist.

3) Die Zellen, welche sich zum Herzendothel vereinigen, spalten sich von einer in Wucherung begriffenen, verdickten Stelle des Darmdrüsenblattes ab.

4) Das Herz legt sich bei allen Wirbelthieren zuerst in der Kopfhalsgegend hinter dem letzten Schlundbogen an.

5) Das hintere oder venöse Ende des einfachen Herzschlauchs nimmt das Blut aus dem Körper durch die Venae omphalo-mesentericae auf, das vordere oder arterielle Ende giebt durch den Truncus arteriosus das Blut an den Körper ab.

6) Der einfache Herzschlauch geht bei den amnioten Wirbelthieren durch eine Reihe von Metamorphosen, 1) durch Krümmungen, Einschnürungen und Lageveränderungen und 2) durch Bildung von Scheidewänden in seinem Innern in das aus zwei Kammern und zwei Vorhöfen zusammengesetzte Herz über.

7) Der gerade Schlauch nimmt die Form eines S an.

8) Der venöse Abschnitt des S kommt mehr dorsal, der arterielle mehr ventral zu liegen; beide setzen sich durch eine verengte Stelle, den Ohrcanal, gegen einander ab und sind jetzt als Vorhof und Kammer zu unterscheiden.

9) Der venöse Abschnitt oder der Vorhof treibt seitliche Ausstülpungen, die Herzohren, welche sich von hinten um den Truncus arteriosus herumlegen.

10) Die Scheidewandbildung, durch welche Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus in eine linke und eine rechte Hälfte abgetheilt werden, beginnt von drei verschiedenen Stellen aus.

a) Zuerst zerfällt der Vorhof durch die Vorhofsscheidewand in eine linke und eine rechte Hälfte; die Trennung wird aber wieder eine unvollständige dadurch, dass in der Scheidewand eine Durchbrechung entsteht, das ovale Loch (Foramen ovale), welches sich bis zur Geburt offen erhält.

b) Indem die Vorhofsscheidewand nach abwärts wächst (Septum intermedium von His), trifft sie den Ohrcanal und zerlegt seine Oeffnung in ein linkes und ein rechtes Ostium atrioventriculare.

c) Die Kammer zerfällt durch eine von der Herzspitze aus entstehende Scheidewand (Septum ventriculi) in eine durch den Sulcus interventricularis auch äusserlich bezeichnete linke und rechte Hälfte.

d) Der Truncus arteriosus theilt sich in Pulmonalarterie und Aorta durch Entwicklung einer besonderen Scheidewand, welche zuerst oben beginnt, nach abwärts wächst und sich mit der Kammerscheidewand vereinigt.

e) Die vollständige Trennung im Vorhof erfolgt erst nach der Geburt durch dauernden Verschluss des Foramen ovale.

11) Am Ostium atrioventriculare und am Ostium arteriosum bilden sich die ersten Anlagen der Klappen als nach innen vorspringende Verdickungen des Endocards (Endothelkissen).

Entwicklung der Hauptarterienstämme des Menschen und der Säugethiere.

12) Aus dem Truncus arteriosus entspringen sechs Paar Schlundbogengefässe (Aortenbogen), welche den Schlundbogen entlang verlaufen, die Kopfdarmhöhle seitlich umfassen und sich dorsal zu den beiden primitiven Aorten vereinigen.

13) Die beiden primitiven Aorten verschmelzen frühzeitig zu der unpaaren, unter der Wirbelsäule gelegenen Aorta.

14) Von den sechs Paar Schlundbogengefässen bildet sich bei den Säugethieren das erste, zweite und fünfte Paar zurück, das dritte liefert das Anfangsstück der Carotis interna, der vierte Bogen wird auf der linken Seite zum Aortenbogen, auf der rechten Seite zur Arteria anonyma brachiocephalica und dem Anfangsstück der Subclavia; der letzte Bogen giebt Aeste zur Lunge ab und wird zur Pulmonalarterie, bleibt aber auf der linken Seite bis zur Geburt durch den Ductus Botalli mit dem Aortenbogen in offener Verbindung, während das entsprechende Stück der rechten Seite verkümmert.

15) Nach der Geburt schliesst sich der Ductus Botalli und liefert das gleichnamige Band.

16) Von der Aorta gehen zwei Paar grössere Arterienstämme zu den embryonalen Anhangsorganen, die Dotterarterien (Arteriae omphalomesentericae) zu dem Dottersack, die Nabelarterien zum Harnsack und zum Mutterkuchen.

17) Die Dotterarterien dienen dem Dotterkreislauf und verkümmern später mit der Rückbildung des Nabelbläschens.

18) Die Nabelarterien, welche mit der zunehmenden Entwicklung des Mutterkuchens immer ansehnlicher werden, entspringen vom Lendentheil der Aorta, ziehen in der seitlichen Beckenwand nach vorn, dann zur Seite der Blase an der Innenfläche des Bauches zum Nabel und Nabelstrang.

19) Die Nabelarterien geben die A. iliaca interna zur Beckenhöhle, die A. iliaca externa zur unteren Extremität ab.

20) Nach der Geburt verkümmern die Nabelarterien zum seitlichen Blasennabelband (Ligamentum vesico-umbilicale laterale), bis auf ihr Anfangsstück, das als A. iliaca communis bestehen bleibt.

Entwicklung der Hauptvenenstämme.

21) Mit Ausnahme der unteren Hohlvene werden alle Venenstämme paarig und symmetrisch angelegt.

22) Die beiden Venae jugulares sammeln das Blut vom Kopf, die beiden Cardinalvenen vom Rumpf, besonders aber von den Urnieren.

23) Jugular- und Cardinalvenen verbinden sich jederseits zu den Cuvier'schen Gängen, die in querer Richtung von der seitlichen Rumpfwand zum hinteren Ende des Herzens ziehen, in eine Querfalte der vorderen Rumpfwand, das Septum transversum, eingebettet.

24) Die beiden Dottervenen sammeln das Blut aus dem Dottersack und verlaufen vom Nabel an in dem ventralen Darmgekröse gleichfalls zum Septum transversum.

25) Die beiden Nabelvenen sammeln das Blut aus dem Mutterkuchen und verlaufen von der Insertion der Nabelschnur Anfangs in der Bauchwand zum Septum transversum.

26) Im Septum transversum vereinigen sich Cuvier'sche Gänge, Dotter- und Nabelvenen zum Sinus reuniens, welcher später als selbständiges Gebilde schwindet und mit in den Herzvorhof eingezogen wird.

27) Die Cardinalvenen verlieren an Bedeutung 1) in Folge der Rückbildung der Urniere, und 2) dadurch, dass die untere Hohlvene das Blut aus der unteren Körperhälfte zum Herzen zurückleitet.

28) Die untere Hohlvene entsteht mit ihrem oberen Theil als ein unpaares, selbständiges Gefäss zwischen beiden Cardinalvenen und verbindet sich darauf an der Einmündungsstelle der Nierenvene mit der rechten Cardinalvene. Letztere bildet sich auf diese Weise zum unteren Abschnitt der unteren Hohlvene um.

29) Die Cuvier'schen Gänge mit dem Anfang der Jugularvenen werden als obere Hohlvenen bezeichnet.

30) Eine Asymmetrie der paarig angelegten embryonalen Venenstämme wird dadurch hervorgerufen, dass sich sowohl die beiden oberen Hohlvenen, als auch die Reste der beiden Cardinalvenen in ihrer Mitte durch Querstämme verbinden.

31) Da durch die Queranastomosen das Blut aus den Stämmen der linken Körperhälfte in diejenigen der rechten Hälfte mehr und mehr und schliesslich ganz übergeleitet wird, bildet sich das Endstück der oberen linken Hohlvene zurück bis auf einen kleinen, in der Kranzfurche des Herzens gelegenen Theil, der die Herzvenen aufnimmt und zum Sinus coronarius cordis wird. Ebenso schwindet das Herzende der linken Cardinalvene.

32) Aus der paarigen Anlage der Venenstämme gehen so die unpaare obere Hohlvene, der Sinus coronarius cordis, die Vena azygos und hemiazygos hervor.

33) Die Dottervenen, die später unpaar werden, erzeugen, wenn sich die Leber entwickelt, den Pfortaderkreislauf (Venae hepaticae advehentes und revehentes).

34) Die Nabelvenen, von welchen die rechte frühzeitig verkümmert, verlaufen ursprünglich in der Bauchwand über der Leber zum Sinus reuniens, dann geht die linke eine Anastomose mit der Dottervene unter der Leber ein, wodurch ihr Blutstrom sich am Pfortaderkreislauf betheiligt.

35) Aus einer Anastomose zwischen der Nabelvene und dem Herzende der unteren Hohlvene entsteht an der unteren Fläche der Leber der Ductus venosus Arantii, was eine Theilung des Nabelvenenblutes in zwei Strombahnen zur Folge hat.

36) Nach der Geburt verkümmert die Nabelvene zum Ligamentum teres hepatis, der Ductus venosus Arantii obliterirt; die Venae hepaticae advehentes erhalten ihr Blut nur noch vom Endstück der ursprünglichen Dottervene oder der Pfortader, welche das Blut vom Darmcanal sammelt.

37) Das Septum transversum, in welchem die zum Herzen tretenden Venenstämme verlaufen, bildet den Ausgang für die Entwicklung des Zwerchfells und des Herzbeutels und stellt zuerst eine unvoll-

ständige Scheidewand zwischen Bauchhöhle und Herzbeutelbrusthöhle dar, welche jederseits von der Wirbelsäule noch unter einander zusammenhängen.

38) Zuerst sondert sich der Herzbeutel von der Brusthöhle 1) dadurch, dass die Cuvier'schen Gänge oder die späteren oberen Hohlvenen, anstatt quer, immer mehr schräg von oben nach unten verlaufen, sich vom Septum transversum loslösen und das Brustfell zu der von oben nach unten verlaufenden, nach innen vorspringenden Herzbeutelfalte erheben, und 2) dadurch, dass der Rand der Herzbeutelfalte mit dem Mediastinum posterius verschmilzt, in welchem Speiseröhre und Aorta eingeschlossen sind, wobei die oberen Hohlvenen in das Mediastinum mit überwandern.

39) Die Brusthöhlen stellen eine Zeit lang dorsal vom Herzbeutel links und rechts von der Wirbelsäule gelegene, röhrenförmige Hohlräume dar, welche die sich entwickelnden Lungen aufnehmen und caudalwärts noch mit der Bauchhöhle zusammenhängen.

40) Die beiden Brusthöhlen trennen sich von der Bauchhöhle, indem der dorsale Rand des Septum transversum mit Bauchfellfalten der hinteren Rumpfwand (den Pfeilern Uskow's) verschmilzt.

41) Das Zwerchfell setzt sich aus einem ventralen Theil, dem Septum transversum, und einem dorsalen Theil, den Pfeilern, zusammen.

42) In das Septum transversum wächst die Leber bei ihrer ersten Anlage hinein, löst sich aber später von ihm ab und bleibt nur noch durch ihren Bauchfellüberzug, das Kreuzband, mit dem Zwerchfell verbunden.

Zweiter Abschnitt.

Die Entwicklung des Skelets.

Mit Ausnahme der Chorda dorsalis, welche ihren Ursprung vom inneren Keimblatt herleitet, ist das Skelet der Wirbelthiere ein Product des Zwischenblatts, entstanden aus einer Reihe geweblicher Metamorphosen, über welche schon oben (S. 506) im Allgemeinen ein Ueberblick gegeben worden ist. Ueber den bei höheren Wirbelthieren sehr complicirten Apparat sind viele Schriften erschienen, sowohl in entwicklungsgeschichtlicher, als auch namentlich in vergleichend-anatomischer Hinsicht. Bei einer erschöpfenden Behandlung des Gegenstandes würde dieser Abschnitt einen sehr beträchtlichen Umfang gewinnen, mehr als es im Plan des Lehrbuchs liegt. Ich werde mich daher nur auf die wichtigeren Organisationsverhältnisse beschränken und verweise in Betreff des Uebrigen auf die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie.

Am Skelet der Wirbelthiere unterscheidet man zwei Haupttheile, 1) das Achsenskelet, welches wieder in dasjenige des Rumpfes und des Kopfes zerfällt, und 2) das Extremitätenskelet. Das erstere ist das ältere und ursprünglichere, wie es denn allen Wirbelthieren zukommt; das letztere ist erst später entwickelt und wird in den niederen Abtheilungen noch ganz vermisst (Amphioxus, Cyclostomen).

A) Die Entwicklung des Achsenskelets.

Die ursprüngliche Grundlage für das Achsenskelet aller Wirbelthiere ist die Rückensaite oder Chorda dorsalis. Darunter versteht man ein biegsames, stabförmiges Gebilde, das in der Achse des Körpers unter dem Nervenrohr und oberhalb des Darmes und der Aorta gelegen ist. Es erstreckt sich vom Vorderende der Mittelhirnbasis bis zum Ende des Schwanzes.

Das vordere Ende der Chorda bleibt von seiner ersten Anlage her eine Zeit lang mit dem Epithel der Kopfdarmhöhle an einer kleinen Stelle in Verbindung. Die Stelle liegt unmittelbar hinter dem oberen Ansatz der primitiven Rachenhaut. Auch findet sich hier ein wenig nach hinten von der Hypophysentasche eine kleine Grube im Epithelüberzug der Kopfdarmhöhle, die Seessel'sche Tasche oder die Gaumentasche Selenka's. Erst einige Zeit nach dem Durchreissen der Rachenhaut löst sich die Chorda vom Darmepithel ab und endet frei im Mesenchym, oft mit hakenförmig umgekrümmtem Ende (Keibel, Kann, Carius).

Beim Amphioxus ist die Chorda der einzige Skelettheil, der im weichen Körper vorhanden ist; bei niederen Wirbelthieren (Cyclostomen, Fischen und Amphibien) stellt sie auch beim erwachsenen Thiere noch ein mehr oder minder ansehnliches Organ dar, bei den Amnioten dagegen ist sie später fast vollständig rückgebildet und spielt nur in frühesten Entwicklungsstadien eine Rolle gleichsam als Vorläufer für höhere Formen des Achsenskelets, die an ihre Stelle treten. Indem hinsichtlich der ersten Entwicklung der Chorda auf frühere Abschnitte des Lehrbuchs verwiesen wird, sei hier auf ihre weitere Umbildung noch näher eingegangen. Hierbei zeigen sich Verschiedenheiten, je nachdem die Chorda zu einem wirklich functionirenden Organ wird oder sich bald rückzubilden beginnt.

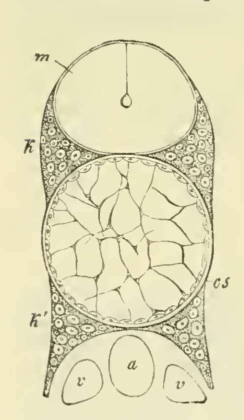


Fig. 369. Querschnitt durch die Wirbelsäule eines jungen Lachses. Nach Gegenbaur.
cs Chordascheide. *k* Neuralbogen. *k'* Hämalbogen. *m* Rückenmark. *a* Rückenaorta. *v* Cardinalvenen.

Im ersteren Falle grenzt sich der Streifen embryonaler Chordazellen, wenn er sich vom Darmdrüsenblatt abgeschnürt hat, nach aussen durch Absonderung einer festen, homogenen Hülle, der Chordascheide, schärfer ab (Fig. 369 *cs*). Die Zellen vergrössern sich hierauf, indem sie Flüssigkeit in ihr Protoplasma aufnehmen, welches schliesslich nur noch eine dünne Wandschicht herstellt; sie umhüllen sich mit derben Membranen und gewinnen so ganz das Aussehen von Pflanzenzellen. Nur unter der Chordascheide selbst (Fig. 369) bleiben die Zellen klein und protoplasmatisch und bilden eine besondere Schicht, das Chordaepithel, welches durch Vermehrung und Umwandlung seiner Elemente eine Zunahme der Chordasubstanz herbeiführt.

Die erste Zeit nach ihrer Entstehung grenzt die Chorda oben an das Nervenrohr, unten an das Darmdrüsenblatt, seitlich an die Ursegmente unmittelbar an. Dies ändert sich, sowie das Zwischenblatt

zwischen den ersten embryonalen Anlagen auftritt. Es wächst dann eine Zellenschicht um die Chorda herum (Fig. 307), breitet sich von hier nach oben um das Nervenrohr aus und giebt die Grundlage ab, aus welcher sich die gegliederte Wirbelsäule und nach vorn zu im Bereiche der fünf Hirnblasen die Schädelkapsel entwickelt; sie hat daher den Namen der häutigen Wirbelsäule und der häutigen Schädelkapsel (häutiges Primordialcranium) erhalten; sie wird auch in einer passenden Weise als skeletbildende Schicht und besonders die Hülle, welche die Chorda einschliesst, als skeletogene Chordascheide bezeichnet. (Ueber die erste Anlage derselben vergleiche S. 182.)

Auch seitlich dehnt sich bei den Embryonen das Mesenchym aus, dringt in die Lücken zwischen die einzelnen Ursegmente hinein und wandelt sich in dünne Bindegewebsplatten, die Zwischenmuskelbänder (*li*) (Ligamenta intermuscularia), um, durch welche die Rumpfmusculatur in einzelne Muskelsegmente (*ms*) (Myomeren) zerlegt wird. An der vorderen und der hinteren Fläche dieser Platten finden die Muskelfasern einen Ansatz und Stützpunkt. (Vergleiche Fig. 234 und den Text auf Seite 340.)

Ein derartiger Zustand erhält sich dauernd beim Amphioxus lanceolatus. Die Chorda mit ihrer Scheide ist der einzige feste Skelettheil. Faseriges Bindegewebe (häutige Wirbelsäule) hüllt sie und das Nervenrohr ein und entsendet in die Rumpfmusculatur die Zwischenmuskelbänder.

Wenn man bei den Embryonen der höheren Wirbelthiere die Entwicklung des ursprünglich häutigen Gewebes in der Umgebung der Chorda und des Nervenrohrs weiter verfolgt, so sieht man, dass dasselbe nach einander zwei Metamorphosen erfährt, dass es zunächst theilweise verknorpelt, und dass später die knorpeligen Stücke in Knochengewebe umgewandelt werden. Oder mit anderen Worten: die zuerst angelegte, häutige Wirbelsäule geht bald in eine knorpelige über, und diese wird wieder durch eine knöcherne ersetzt, und ebenso wandelt sich das häutige Primordialcranium in ein knorpeliges und dieses wieder in die knöcherne Schädelkapsel um.

Die in der Entwicklung der höheren Wirbelthiere einander folgenden drei Stadien treten uns auch bei einer vergleichend-anatomischen Untersuchung des Achsenskelets in der Reihe der Wirbelthiere entgegen in der Weise, dass der Zustand, welcher in vielen Classen nur embryonal als ein vorübergehender erscheint, in niederen Thierclassen sich als bleibender erhält. Wie Amphioxus ein häutiges Achsenskelet besitzt, so sind uns die Selachier und einige Ganoiden Repräsentanten für das Stadium der knorpeligen Wirbelsäule. Von den höheren Wirbelthieren wird in mehr oder minder vollständiger Weise der dritte Ausbildungsgrad des Achsenskelets erreicht.

Es ist dies wieder ein sehr lehrreiches Beispiel, deren die Entwicklungsgeschichte des Skelets noch viele darbietet, für den Parallelismus, der zwischen der Entwicklungsgeschichte des Individuums und der Thierstämme besteht; es lehrt, wie entwicklungsgeschichtliche und vergleichend-anatomische Forschungen sich gegenseitig ergänzen.

Bei der genaueren Darstellung der Verhältnisse, die bei der Entstehung des knorpeligen und des knöchernen Achsenskeletes zur Beobachtung kommen, will ich mich auf den Menschen und die Säugethiere

beschränken, und da zwischen dem hinteren, das Rückenmark einschliessenden Abschnitt und dem vorderen, die Hirnblasen umhüllenden grosse Verschiedenheiten herrschen, werde ich sie getrennt besprechen.

a) Entwicklung der Wirbelsäule.

Beim Menschen beginnt der Verknorpelungsprocess am Anfang des zweiten Monats. An einzelnen Stellen der die Chorda umhüllenden Gewebsmasse scheiden die Zellen eine knorpelige Grundsubstanz zwischen sich aus und rücken weiter aus einander, während auf anderen dazwischen gelegenen, kleineren Strecken das Gewebe seinen Charakter nicht verändert. (Fig. 370.) Auf diese Weise sondert sich die skeletbildende Schicht in zahlreiche, auf dem Längsdurchschnitt heller aussehende Wirbelkörper (*v*) und in die sie trennenden Zwischenwirbelscheiben (Ligamenta intervertebralia) (*li*).

Im Einzelnen verläuft der Verknorpelungsprocess, wie Froriep bei Rindsembryonen verfolgt hat, in der Weise, dass beiderseits von der Chorda Knorpelherde entstehen, die ventral von ihr durch eine dünnere Lage verbunden sind. Etwas später schliesst sich die knorpelige Halbröhre auch dorsalwärts.

Mit dem Auftreten einer gegliederten Wirbelsäule hat die Chorda ihre Rolle eines stützenden Skeletstabes eingebüsst. Sie ist daher auch von jetzt ab einem allmählichen Untergang verfallen. Die in den Wirbelkörper eingeschlossenen Theile werden in ihrem Wachsthum gehemmt, während die kleineren, in den weichen Zwischenwirbelscheiben gelegenen Strecken zu wuchern fortfahren (Fig. 370 *ch*). Dadurch gewinnt jetzt die Chorda, wie man zu sagen pflegt, ein perlschnurartiges Aussehen; verdickte, kugelige Abschnitte hängen durch dünne Verbindungsfäden unter einander zusammen. Später schwindet die Chorda in den Wirbelkörpern ganz, zumal wenn diese zu verknöchern beginnen (Fig. 371), nur intervertebral (*li*) erhält sie sich, wenn auch von ihrer Umgebung undeutlich abgegrenzt, und liefert durch Wucherung ihrer Zellen die Gallertkerne der Zwischenwirbelscheiben.

Kurz nach dem Erscheinen der Wirbelkörper sind auch die Anlagen der dazu gehörigen Bogen zu bemerken. Nach der Darstellung von Froriep entstehen kleine, selbständige Knorpelstückchen in der das Rückenmark umhüllenden Membran, in nächster Nähe der Wirbelkörper, mit denen sie bald verschmelzen. Ihr Wachsthum ist ein ziemlich langsames. In der achten Woche erscheinen sie beim Menschen noch als kurze Fortsätze der Wirbelkörper, so dass das Rückenmark dorsalwärts noch von der häutigen Membran bedeckt wird. Im dritten Monat wachsen sie einander am Rücken entgegen, doch kommt es erst im folgenden Monat zu einer vollständigen Verschmelzung und zur Entstehung knorpeliger Wirbeldorne. Der zwischen den knorpeligen Bogen gelegene Theil der Membran liefert den Bandapparat.

Beim Verknorpelungsprocess nehmen die entstehenden Wirbelkörper eine bestimmte, gesetzmässige Stellung zu den Ur- oder Muskelsegmenten ein, in der Weise, dass sie jederseits an zwei derselben angrenzen, zur Hälfte an ein vorhergehendes, zur Hälfte an ein nachfolgendes. Oder in anderen Worten: Wirbelkörper und Muskelsegmente

decken sich nicht, sondern alterniren in ihrer Stellung mit einander.

Die Nothwendigkeit einer derartigen Einrichtung ergiebt sich von selbst aus der Aufgabe, welche Wirbelsäule und Musculatur zusammen zu erfüllen haben. Die Skeletachse muss zwei entgegengesetzte Eigenschaften vereint zeigen, sie muss fest, aber auch biegsam sein, fest, um als Stütze des Rumpfes zu dienen, biegsam, um seinen Bewegungen nicht hinderlich zu sein. Da ein einheitlicher Knorpelstab nicht genug Biegsamkeit besitzen würde, kann der Verknorpelungsprocess nicht in ganzer Ausdehnung der skeletbildenden Schicht erfolgen, sondern

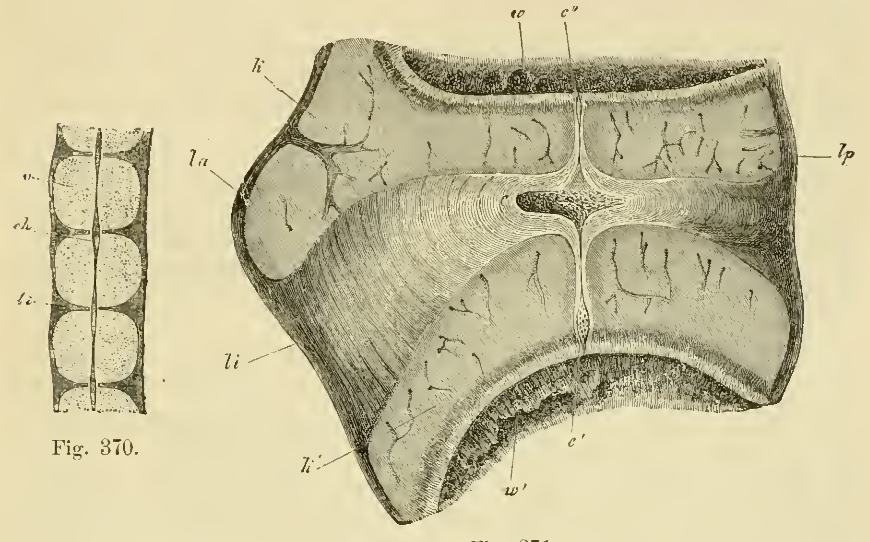


Fig. 370.

Fig. 371.

Fig. 370. **Längsschnitt durch die Wirbelsäule eines 8 Wochen alten menschlichen Embryo in der Brustgegend.** Nach Kölliker.

v knorpeliger Wirbelkörper. *li* Intervertebralligament. *ch* Chorda.

Fig. 371. **Längsschnitt durch das Intervertebralligament und die angrenzenden Theile zweier Wirbel aus der Brustgegend eines älteren Schafembryo.** Nach Kölliker.

la Lig. longitudinale anterius. *lp* Lig. long. posterius. *li* Lig. intervertebrale. *k*, *k'* Endknorpel (Epiphyse) der Wirbel. *w* und *w'* vorderer, hinterer Wirbel. *c* intervertebrale, *c'* und *c''* vertebrale Verbreiterung der Chorda.

es müssen dehnbare Strecken zurückbleiben, welche eine Verschiebung der Knorpelstücke an einander gestatten. Eine Verschiebung der Knorpelstücke aber ist selbstverständlicher Weise nicht möglich, wenn sie so liegen würden, dass die Muskelfasern an einem und demselben Wirbelstück Ursprung und Ansatz finden würden. Damit die Fasern eines Muskelsegmentes auf zwei Wirbel einwirken können, müssen Muskel- und Wirbelsegmente in ihrer Lage alterniren.

Der in der angegebenen Weise leicht verständliche Vorgang hat zu der Annahme einer „Umgliederung der Wirbelsäule“ Veranlassung gegeben. Die Vorstellung ist von Remak geschaffen und seitdem in der Literatur lange Zeit mit Zähigkeit festgehalten worden. Remak erblickte, wie andere Embryologen vor ihm (Baer), beim Hühnchen in den Ursegmenten das Material für die Anlage der Wirbelsäule

und gab ihnen daher auch den Namen Urwirbel. Indem er nun mit den Urwirbeln später die knorpeligen Wirbel in ihrer Lage nicht übereinstimmend fand, stellte er den Satz auf, dass eine neue „Gliederung der Wirbelsäule stattfände, aus welcher die secundären, bleibenden Wirbelkörper hervorgehen".

Wie der Name Urwirbel, ist auch die Annahme einer Umgliederung der Wirbelsäule fallen zu lassen, und zwar aus folgenden Gründen:

Die Bedeutung der Ursegmente besteht, wenn nicht ausschliesslich, so doch vorwiegend darin, dass sie die Anlagen der Körpermusculatur sind. In der Anordnung der Musculatur aber spricht sich die ursprüngliche und älteste Segmentirung des Wirbelthierkörpers aus. Ist sie doch auch schon beim Amphioxus und den Cyclostomen vorhanden! Die Segmentirung der Wirbelsäule aber ist eine erst viel später erworbene, und sie ist, wie oben auseinandergesetzt wurde, in nothwendiger Abhängigkeit von der Segmentirung der Musculatur erfolgt. Eine primäre Gliederung der Wirbelsäule im Sinne von Remak und seinen Nachfolgern hat überhaupt niemals bestanden; denn die knorpeligen Wirbel bilden sich aus einer unsegmentirten, die Chorda einhüllenden Gewebsmasse, der skeletbildenden Schicht. Von einer Gliederung der Wirbelsäule kann man überhaupt erst mit dem Beginn des Verknorpelungsprocesses reden, durch welchen sie allein nothwendig geworden ist.

Noch ehe die knorpelige Wirbelsäule ganz angelegt ist, tritt sie bei den Säugethieren auch schon in das dritte Stadium ein, welches beim Menschen am Ende des zweiten Monats beginnt.

Die Verknöcherung eines jeden Knorpels erfolgt im Grossen und Ganzen in einer übereinstimmenden, typischen Weise. Von der Oberfläche her wuchern Blutgefässe an einer oder mehreren Stellen in das Innere hinein, lösen die Knorpelgrundsubstanz in einem beschränkten Bezirk auf, so dass ein kleiner, mit Gefässcapillaren und Markzellen erfüllter Raum entsteht. In seiner Umgebung lagern sich Kalksalze im Knorpel ab. Von einem Theil der gewucherten Markzellen, die zu Osteoblasten werden, wird alsdann Knochensubstanz ausgeschieden (Fig. 371 *w*). Auf diese Weise ist inmitten des Knorpelgewebes ein sogenannter Knochenkern oder ein Verknöcherungscentrum entstanden, in dessen Umkreis die Zerstörung des Knorpels und der Ersatz durch Knochengewebe immer weiter fortschreitet.

Die Stellen, an welchen sich die einzelnen Knochenkerne bilden, und nicht minder ihre Anzahl sind für die einzelnen Knorpel ziemlich gesetzmässig.

Es erfolgt im Allgemeinen die Verknöcherung eines jeden Wirbels von drei Punkten aus. Zuerst legt sich je ein Knochenkern in der Basis einer jeden Bogenhälfte an, wozu etwas später noch ein dritter Kern in der Mitte des Wirbelkörpers hinzutritt. Im fünften Monat ist die Verknöcherung bis an die Oberfläche des Knorpels vorgedrungen. Jeder Wirbel ist jetzt deutlich aus drei Knochenstücken zusammengesetzt, welche durch Knorpelbrücken an der Basis jeder Bogenhälfte und an ihrer Vereinigung zu den Wirbeldornen noch längere Zeit unter einander verbunden werden. Die letzten Knorpelreste verknöchern erst nach der Geburt. Im ersten Lebensjahr verschmelzen die beiden Bogenhälften unter einander unter Entwicklung eines knöchernen Dornfortsatzes. Jeder Wirbel lässt sich dann nach Zerstörung der Weichtheile

in zwei Stücke, in den Körper und in den Bogen, zerlegen. Diese vereinigen sich erst zwischen dem dritten und achten Jahre.

Ausser den eben beschriebenen Knochenstücken kommen an den Wirbeln noch Nebenknochenkerne in späteren Jahren vor; so entstehen die Epiphysenplatten an den Endflächen der Körper und die kleinen Knochenstückchen an den Enden der Wirbelfortsätze (der Dorn- und Querfortsätze). Ueber die Zeit ihres Erscheinens und ihrer Verschmelzung giebt SCHWEGEL ausführlichen Bericht.

Zur Vervollständigung des Achsenskelets tragen knorpelige Skelettheile bei, welche der lateralen und der ventralen Wand des Rumpfes zur Stütze dienen, die Rippen und das Brustbein.

Die Rippen entwickeln sich unabhängig von der Wirbelsäule (beim Menschen im zweiten Monat), indem zwischen den einzelnen Muskelsegmenten Gewebsstreifen der Zwischenmuskelbänder (Fig. 234 *li*) dem Verknorpelungsprocess unterliegen. Sie werden zuerst als kleine Spangen in nächster Nähe der Wirbelkörper sichtbar, von hier vergrössern sie sich rasch ventralwärts.

Auf frühen Entwicklungsstadien werden Rippen vom ersten bis zum letzten Segment der Wirbelsäule (beim Menschen das Steissbein ausgenommen) angelegt, bilden sich aber nur bei niederen Wirbelthieren (Fischen, vielen Amphibien, Reptilien) in einer mehr gleichartigen Weise überall zu grösseren, die Rumpfwand stützenden Spangen aus, während sie bei den Säugethieren und beim Menschen in den einzelnen Regionen der Wirbelsäule ein verschiedenes Verhalten zeigen. Am Hals-, Lenden- und Kreuzbeinabschnitt treten sie von Anfang an nur in verkümmertem Zustand auf und erfahren später noch zu besprechende Metamorphosen. Nur an der Brustwirbelsäule erreichen sie ansehnliche Dimensionen und lassen hier zugleich einen neuen Skelettheil, das Brustbein, entstehen.

Das Brustbein, welches den Fischen und Dipneusten noch fehlt, bei den Amphibien, Reptilien, Vögeln und Säugethieren aber vorkommt, ist ein Bildungsproduct der Brustrippen und legt sich ursprünglich, wie zuerst RATHKE entdeckt hat, als eine paarige Bildung an, die frühzeitig zu einem unpaaren Skeletstück verschmilzt.

Für den Menschen hat RUGE die Entwicklung des Brustbeins in sehr eingehender Weise verfolgt und gefunden, dass bei 3 cm langen Embryonen die fünf bis sieben ersten Brustrippen sich bis in die ventrale Fläche der Brust verlängert haben und jederseits in einiger Entfernung von der Medianebene zu einer Knorpelleiste durch Verbreiterung ihrer Enden verbunden sind, während die folgenden Rippen in grösserer Entfernung von der Medianebene frei enden. Die beiden Brustbeinleisten werden durch häutiges Gewebe von einander getrennt, später nähern sie sich in der Medianebene und beginnen unter einander von vorn nach hinten zu einem unpaaren Stück zu verschmelzen, von welchem sich später die einzelnen Rippen, die ihm den Ursprung gegeben haben, durch Gelenkbildung absetzen.

Der paarige Ursprung des Brustbeins kann zur Erklärung einiger Abnormitäten dienen. So beobachtet man zuweilen beim Erwachsenen eine Spalte, die, durch Bindegewebe verschlossen, durch das ganze Brustbein hindurchgeht (Fissura sterni), oder man findet einzelne kleinere oder grössere Lücken im Körper und Schwertfortsatz des Brustbeins. Alle

diese abnormen Fälle erklären sich durch vollständiges oder theilweises Ausbleiben der sonst im embryonalen Leben erfolgenden Verwachsung der beiden Brustbeinleisten.

Rippen und Brustbein verknöchern theilweise unter Entwicklung besonderer Knochenkerne, die ersteren schon vom zweiten Monat, letzteres erst ziemlich spät vom sechsten Fötalmonat an.

Jede Rippe erhält zunächst einen Knochenkern, durch dessen Vergrösserung der knöcherne Theil entsteht, während in der Nähe des Brustbeins sich ein Rest zeitlebens knorpelig erhält. Im 8.—14. Jahre treten noch nach Schwegel und Kölliker accessorische Kerne im Köpfchen und Höcker der Rippe auf und verschmelzen mit dem Hauptstück im 14. bis 25. Lebensjahre.

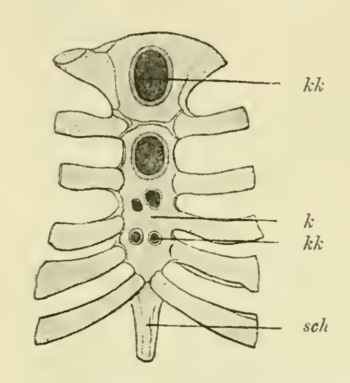


Fig. 372. **Knorpeliges Brustbein mit Rippenansätzen eines zweijährigen Kindes mit mehreren Knochenkernen** *kk*.
k Knorpel. *kk* Knochenkerne. *sch* Schwertfortsatz.

Das Brustbein (Fig. 372) verknöchert von zahlreichen Knochenkernen aus, von denen einer im Handgriff, 6—12 im Körper entstehen. Letztere beginnen vom 6.—12. Jahre unter einander zu den 3 bis 4 grösseren Stücken zu verschmelzen, aus denen sich der Körper des Brustbeines zusammensetzt. Der Schwertfortsatz bleibt theilweise knorpelig und erhält erst im Kindesalter einen Knochenkern.

Hinsichtlich der am Handgriff des Brustbeines auftretenden Episternalstücke vergleiche man die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie und die Schrift von Ruge.

Durch ungleiche Ausbildung der einzelnen Wirbel- und Rippenanlagen und durch hier und da eintretende Verschmelzungen kommen die verschiedenen Abschnitte des Rumpfskelets zu Stande: die Hals-, Brust- und Lendenwirbelsäule, das Kreuz- und Steissbein. Ein richtiges Verständniss dieser Skelettheile ist nur an der Hand der Entwicklungsgeschichte zu gewinnen.

An den Halswirbeln verwachsen die rudimentären Rippenanlagen gleich bei ihrem ersten Auftreten an ihrem einen Ende mit dem Wirbelkörper, an ihrem anderen Ende mit einem Auswuchs des Wirbelbogens und umschliessen mit ihm eine Oeffnung, durch welche die Vertebralarterie hindurchzieht, das Foramen transversarium. Der sogenannte Querfortsatz der Halswirbel ist mithin eine zusammengesetzte Bildung und sollte besser als Seitenfortsatz bezeichnet werden: denn die dorsal vom Foramen transversarium gelegene Knochenspange ist vom Wirbel durch Auswachsen gebildet und entspricht allein dem Querfortsatz eines Brustwirbels; die ventrale Spange dagegen ist ein Rippenrudiment, wie sie denn auch einen eigenen Knochenkern besitzt.

Am siebenten Halswirbel entwickelt sich zuweilen die Rippenanlage bedeutender, geht keine Verwachsung mit dem Wirbel ein, der in Folge dessen auch kein Foramen transversarium besitzt, und wird unter den Abnormitäten des Skelets als freie Halsrippe beschrieben. Ihr Auftreten erklärt sich somit durch mächtigere Entwicklung eines überall als Anlage vorhandenen Theils.

Auch der Querfortsatz der Lendenwirbel ist besser als Seitenfortsatz zu bezeichnen, da er ein Rippenrudiment einschliesst. Hieraus erklärt sich das zuweilen beim Menschen beobachtete Vorkommen einer dreizehnten Rippe oder einer kleinen Lendenrippe.

Am meisten umgewandelt ist die Kreuzbeingegend. Indem hier in grösserer Anzahl Wirbel mit dem Beckengürtel in feste Verbindung getreten sind, haben sie ihre Beweglichkeit an einander verloren und sind zu einem grossen Knochen, dem Kreuzbein, verschmolzen. Dieses besteht bei menschlichen Embryonen aus fünf getrennten, knorpeligen Wirbeln, von denen sich namentlich die drei ersten durch sehr breite, wohl entwickelte Seitenfortsätze auszeichnen.

Ich sage Seitenfortsätze, da vergleichend-anatomische Gründe und entwicklungsgeschichtliche Momente dafür sprechen, dass in ihnen rudimentäre Sacralrippen, wie sie bei niederen Wirbelthieren selbständig auftreten, mit enthalten sind. In entwicklungsgeschichtlicher Hinsicht spricht hierfür die Art der Verknöcherung. Denn jeder Kreuzbeinwirbel verknöchert von 5 Kernen aus. Zu den drei typischen Kernen des Körpers und des Wirbelbogens gesellen sich noch in den Seitenfortsätzen grosse Knochenkerne hinzu, welche den Knochenkernen einer Rippe vergleichbar sind. Sie liefern die bekannten Seitenmassen des Kreuzbeins (Massae laterales), welche die Gelenkflächen zur Verbindung mit den Darmbeinen tragen.

Die Verschmelzung der fünf durch Knorpelstreifen getrennten, knöchernen Stücke eines Kreuzbeinwirbels erfolgt später als in anderen Theilen der Wirbelsäule, nämlich erst im 2. bis 6. Lebensjahr. Lange Zeit erhalten sich die 5 Kreuzbeinwirbel durch dünne Zwischenwirbelscheiben getrennt, welche vom 18. Jahre an zu verknöchern beginnen, ein Process, der im 25. Jahre meist seinen Abschluss gefunden hat.

An das Kreuzbein schliessen sich nach hinten noch 4—5 rudimentäre Steisswirbel an, welche dem Schwanzskelet der Säugethiere entsprechen und sehr spät erst ihre Knochenkerne erhalten. Vom 30. Lebensjahre an können sie unter einander und zuweilen auch mit dem Kreuzbein verschmelzen.

Besondere Erwähnung verdienen jetzt noch Atlas und Epistropheus. Ihre abweichende Gestalt gewinnen diese Wirbel dadurch, dass frühzeitig der knorpelige Körper des Atlas (Fig. 373 *a*) mit dem Epistropheus (*e*) verschmilzt und seinen Zahnfortsatz darstellt. Der eine enthält daher weniger, der andere mehr als ein normal entwickelter Wirbel.



Fig. 373. **Medianschnitt durch den Körper des Epistropheus mit Zahnfortsatz.**
Im Knorpel sind 2 Knochenkerne *e* und *a* zu sehen.

Dass der Zahnfortsatz der eigentliche Körper des Atlas ist, lässt sich auch später noch an zwei Punkten erkennen. Erstens wird er, wie jeder andere Wirbelkörper, solange er knorpelig ist, von der Chorda durchsetzt, welche an seiner Spitze ins Ligamentum suspensorium und von diesem in die Schädelbasis eintritt. Zweitens erhält er im fünften Monat der Entwicklung einen eigenen Knochenkern (Fig. 373 *a*), der erst im siebenten Lebensjahre mit dem Körper des Epistropheus vollständig verschmolzen ist.

Die selbständig gebliebenen Bogenhälften des Atlas verbinden sich ventralwärts von dem Zahnfortsatz unter einander durch einen Gewebsstreifen, in welchem ein selbständiges Knorpelstück gebildet wird (hypochordale Knorpelspange Froriep), eine Bildung, welche nach Froriep bei den Vögeln jedem Wirbel zukommt. Das Knorpelstück entwickelt im ersten Jahre einen besonderen Knochenkern, verschmilzt im fünften bis sechsten Jahre mit den Seitenhälften und bildet den vorderen Bogen (Kölliker).

b) Entwicklung des Kopfskelets.

Das Kopfskelet erscheint seiner Lage nach als der vorderste Abschnitt des Achsenskelets, ist aber dem hinteren Abschnitt desselben, der Wirbelsäule, im Ganzen sehr unähnlich, weil es eigenartigen Zwecken angepasst ist. Denn im Bauplan der Wirbelthiere nimmt der Kopf im Vergleich zum Rumpf eine bevorzugte Stellung ein; er ist mit besonders zahlreichen und hoch entwickelten, auf engen Raum zusammengedrängten Organen ausgestattet.

Das Nervenrohr hat sich hier zu dem voluminösen und in ungleiche Abschnitte abgetheilten Gehirn differenzirt. In seiner unmittelbaren Nachbarschaft sind zusammengesetzte Sinnesorgane, wie Geruch, Auge und Ohr, entstanden. Ebenso trägt der im Kopf eingeschlossene Abschnitt des Verdauungsrohrs in mehrfacher Hinsicht sein eigenartiges Gepräge, insofern er die Mundöffnung enthält und mit Organen zur Aufnahme und Zerkleinerung der Nahrung ausgestaltet ist, und insofern er von Schlundspalten durchbrochen wird. Alle diese Theile wirken bestimmend auf die Form des Skelets ein, welches sich dem Gehirn, den Sinnesorganen und den Aufgaben des Kopfdarms auf das Genaueste anpasst und hierdurch, zumal bei den höheren Wirbelthieren, zu einem sehr complicirten Apparat wird.

Ueber seine Entstehung verbreitet das Studium der Entwicklungsgeschichte eine Fülle von Licht; es gestattet uns, weit auseinanderstehende, niedere und höhere Formen des Kopfskelets der Wirbelthiere in ihrer Beziehung zu einander zu erkennen; es leitet uns auch zur Beantwortung der Frage, welches Verhältniss Wirbelsäule und Kopfskelet im Organisationsplan der Wirbelthiere zu einander einnehmen. So gestaltet sich die Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets zu einem an Interesse besonders reichen Capitel, welches seit jeher den Morphologen angezogen und zu sorgfältiger Bearbeitung veranlasst hat.

In die Darstellung werden einzelne vergleichend-anatomische Excurse mit einzuflechten sein; sie werden zum besseren Verständniss einzelner Thatsachen, besonders aber des Schlussabschnittes beitragen, in welchem die Wirbeltheorie des Schädels einer kurzen Erörterung unterzogen werden soll.

Wie an der Wirbelsäule unterscheidet man auch am Kopfskelet je nach dem histologischen Charakter der Stützsubstanz drei Entwicklungszustände, einen häutigen, einen knorpeligen und einen knöchernen.

Für das häutige Kopfskelet dient zur Grundlage die Chorda, welche sich bis zum Zwischenhirn erstreckt. Um ihr vorderes Ende erfolgt bei den Amnioten die Kopfbeuge, vermöge deren die Achse der zwei ersten Hirnblasen mit den drei folgenden einen spitzen Winkel beschreibt (Fig. 185). Um die Chorda wächst auch hier frühzeitig das Mesenchym herum und umgiebt sie mit einer skeletbildenden Schicht;

von hier breitet es sich seitwärts und nach oben aus, die fünf Hirnblasen einhüllend, und sondert sich später in die Hirnhäute und eine Gewebsschicht, welche zur Grundlage der Schädelkapsel wird und den Namen des häutigen Primordialcranium erhalten hat.

So weit herrscht in der Entwicklung der Wirbelsäule und des Schädels eine Uebereinstimmung. Eigenartiger gestalten sich die Verhältnisse mit dem Eintritt des Verknorpelungsprocesses. Während im Bereich des Rückenmarks die skeletbildende Schicht eine regelmässige Sonderung in knorpelige und in bindegewebige Theile, in Wirbel und in Wirbelbänder erfährt und dadurch in hinter einander gelegene, verschiebbare Abschnitte gegliedert wird, unterbleibt am Kopf eine derartige Gliederung.

Die als häutiges Primordialcranium bezeichnete Gewebsschicht verknorpelt im Ganzen zu einer unbeweglichen Kapsel, welche die Hirnblasen einhüllt. Gehen wir auch die ganze Reihe der Wirbelthiere bis zum niedersten durch, bei keinem einzigen findet sich eine Sonderung in bewegliche, Wirbeln entsprechende Segmente. Somit schlagen frühzeitig der vorderste und der übrige Abschnitt des Achsenskelets verschiedene Entwicklungsrichtungen ein.

Der Gegensatz begreift sich aus den verschiedenen Aufgaben, die hier und dort zu lösen sind, und namentlich aus dem verschiedenen Einfluss, welchen hierbei die Muskelwirkung auf die Gestaltung des Skelets ausübt.

Die Rumpfmusculatur ist bei den im Wasser lebenden Thieren das wichtigste Locomotionsorgan, indem sie den Rumpf bald nach dieser, bald nach jener Richtung einbiegt und dadurch im Wasser vorwärtstreibt. Wäre dagegen der Kopfabschnitt ebenso biegsam und beweglich, so würde daraus für die Vorwärtsbewegung ein Nachtheil erwachsen, da ein unbeweglicher Theil wie ein Wasserbrecher wirkt. Ferner übernimmt die am Kopf entwickelte Musculatur eine anders geartete Aufgabe, indem sie bei der Ergreifung der Nahrung und bei dem Athmungsprocess, der mit Erweiterung und Verengerung des Kiemendarms einhergeht, ventral gelegene Skelettheile der Skeletachse bald nähert, bald entfernt. Auch hier ist es günstiger, wenn die Skeletachse den Muskeln einen festen Ansatzpunkt darbietet. Die voluminöse Entfaltung des Gehirns und der höheren Sinnesorgane endlich ist ebenfalls ein Moment, welches mitwirkt, den zu ihrer Aufnahme dienenden Theil des Kopfes zu einem unbeweglichen Abschnitt zu machen.

In Anbetracht dieser verschiedenen, in gleichem Sinne wirkenden Factoren wird es verständlich sein, warum am Kopf eine Segmentirung des Achsenskelets von vornherein ausbleibt.

Im Uebrigen herrscht in der Art und Weise, wie sich am häutigen Primordialcranium die Umwandlung in Knorpelgewebe vollzieht, eine grosse Uebereinstimmung mit der Wirbelsäule. Bei beiden tritt die Verknorpelung zuerst in der Umgebung der Chorda dorsalis ein (Fig. 374 *A*).

Als Grundlage der Schädelbasis entstehen zwei Paar längsgestreckter Knorpel, nach hinten zu beiden Seiten der Chorda die beiden Parachordalknorpel (*PE*), nach vorn die beiden Rathke'schen Schädelbalken (*Tr*), welche an der Chordaspitze beginnen und von da unter dem Zwischen- und Vorderhirn verlaufen.

Bald verschmelzen die vier Stücke unter einander (Fig. 374 *B*). Die beiden Parachordalia wachsen zuerst unten, dann auch oben um die Chorda herum, hüllen sie ein und erzeugen so die Basilarplatte (*B*). Ihr vorderer Rand springt nach oben in den Biegungswinkel zwischen Mittel- und Zwischenhirn weit vor und entspricht der späteren Sattellehne. Die nach vorn ausstrahlenden RATHKE'schen Schädelbalken (*T*) verbreitern sich an ihren vorderen Enden und verschmelzen an diesen zu der Ethmoidalplatte (*S*), der Grundlage für den vorderen Schädelabschnitt, der durch Aufnahme des Geruchsorgans sein eigenes Gepräge erhält. In ihrer Mitte bleiben sie lange Zeit getrennt und umschliessen eine Oeffnung, welche der Sattelgrube entspricht und dadurch bedingt ist, dass von der Mundbucht her die Hypophysentasche entstanden und durch die häutige Schädelbasis hindurch dem Hirntrichter entgegengewachsen ist. Ziemlich spät bildet sich auch als Boden der Sattelgrube unter der Hypophyse eine dünne Knorpelplatte aus, welche nur von den Löchern für die inneren Carotiden durchbrochen wird.

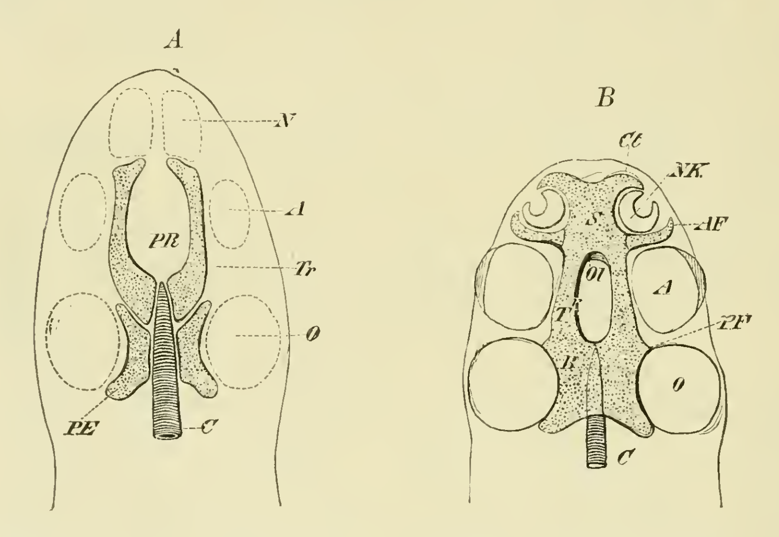


Fig. 374. **Erste Anlage des knorpeligen Primordialcranium.** Aus WIEDERSHEIM.

A Erstes Stadium. *C* Chorda. *PE* Parachordalknorpel. *Tr* Trabeculae, RATHKE'sche Schädelbalken. *PR* Durchtrittsstelle für die Hypophysis. *N*, *A*, *O* Nasengrube, Augen- und Ohrblase.

B Zweites Stadium. *C* Chorda. *B* Basilarplatte. *T* Schädelbalken, welche sich nach vorn zur Nasenscheidewand *S* und zur Ethmoidalplatte vereinigt haben. *Ct*, *AF* Fortsätze der Ethmoidalplatte zur Umschliessung des Geruchsorgans. *Ol* Foramina olfactoria zum Durchtritt der Riechnerven. *PF* Postorbitalfortsatz. *NK* Nasengrube. *A*, *O* Augen- und Labyrinthblase.

Nachdem die Schädelbasis entwickelt ist, ergreift der Verknorpelungsprocess die Seitenwand und zuletzt die Decke des häutigen Primordialcranium, gerade wie aus dem Wirbelkörper nach oben die Bogenhälften hervorwachsen und schliesslich dorsalwärts im knorpeligen Wirbeldorn ihren Abschluss erhalten.

Auf diese Weise entwickelt sich bei den niederen Wirbelthieren, bei denen das Achsenskelet zeitlebens im knorpeligen Zustande verharrt

(Fig. 375), um das Gehirn eine geschlossene, ziemlich dickwandige Kapsel, das knorpelige Primordialcranium.

Bei den höheren Wirbelthieren, bei welchen später in mehr oder minder hohem Grade Verknöcherungsprocesse eingreifen, erreicht das Primordialcranium eine weniger vollkommene Ausbildung; seine Wände bleiben dünner und erhalten an einzelnen Stellen sogar Oeffnungen, die durch Bindegewebsmembranen verschlossen werden. Besonders bei den Säugethieren und beim Menschen wird das knorpelige Primordialcranium nur in unvollkommener Weise angelegt; seine Decke verknorpelt nur in der Umgebung des Hinterhauptlochs, während sie in der Gegend, wo später die Stirn- und Scheitelbeine liegen, häutig bleibt. Eine grössere Dicke erreicht der Knorpel an der Schädelbasis und in der Umgebung des Geruchsorgans und des häutigen Labyrinths, wo er die Nasen- und Ohrkapseln erzeugt. (Ueber das Primordialcranium des Menschen siehe die Untersuchungen von HANNOVER und JACOBY).

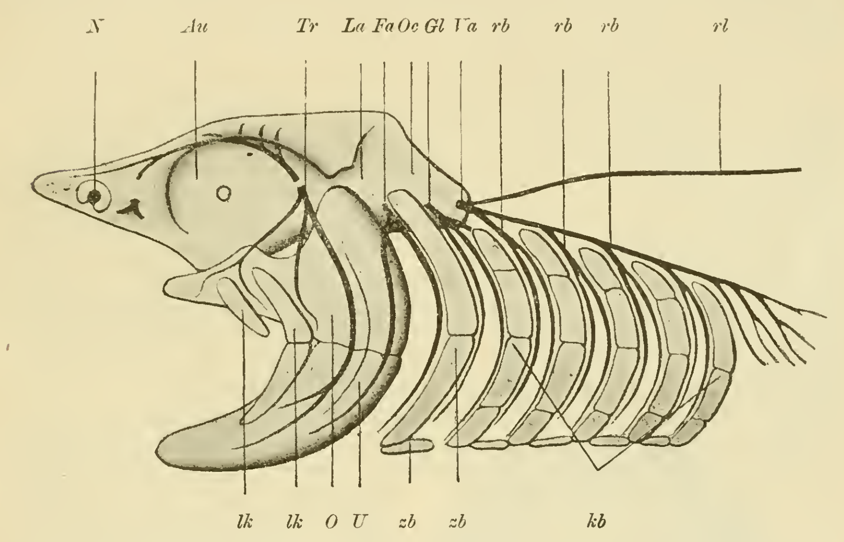


Fig. 375. **Schematische Darstellung der knorpeligen Schädelkapsel und des knorpeligen Visceralskelets eines Selachiers und der grösseren Nervenstämme des Kopfes.**

N Nasenkapsel (Ethmoidalregion des Primordialcranium). *Au* Augenhöhle (Orbitalregion). *La* Labyrinthregion. *Oc* Occipitalregion des Schädels. *O* Palatoquadratum. *U* Unterkiefer. *lk* Lippenknorpel. *zb* Zungenbeinbogen. *kb* erster bis fünfter Kiemenbogen. *Tr* Nervus trigeminus. *Fa* Facialis. *Gl* Glossopharyngeus. *Va* Vagus. *rl* Ramus lateralis des Vagus. *rb* Rami branchiales des Vagus.

Zur besseren Orientirung am Primordialcranium ist es zweckmässig, verschiedene Regionen an ihm zu unterscheiden. Man kann hierbei zwei verschiedene Eintheilungsprincipien benutzen.

Nach dem Verhalten der Chorda dorsalis kann man, dem Vorschlag GEGENBAUR's folgend, das Primordialcranium in einen hinteren und einen vorderen Abschnitt zerlegen.

Der hintere Abschnitt reicht bis zur Sattellehne und schliesst in seiner Basis die Chorda ein, welche beim Menschen vom Zahnfortsatz durch das Ligamentum suspensorium dentis in sie eintritt. Der vordere Abschnitt entwickelt sich vor dem zugespitzten Ende der Chorda aus

den Rathke'schen Schädelbalken. Gegenbaur unterscheidet beide als vertebrale und evertebrale Region (wofür Kölliker die Bezeichnung chordal und prächordal gebraucht); er hebt hervor, dass die vertebrale Region wegen ihres Verhaltens zur Chorda die ältere und dem übrigen Achsenskelet allein vergleichbare sei, dass dagegen die evertebrale einen späteren Erwerb und eine Neubildung darstelle, welche durch die Ausdehnung der Vorderhirnblase nach vorn und durch die Entwicklung des Geruchsorgans, zu dessen Umhüllung (Nasenkapsel) sie beiträgt, veranlasst worden sei.

Die zweite Eintheilung geht von dem verschiedenen Aussehen aus, welches einzelne Strecken des Primordialcranium durch ihre Beziehungen zu den Sinnesorganen gewinnen. Das vordere Ende der Knorpelkapsel (Fig. 375) nimmt die Geruchsorgane auf, ein folgender Abschnitt erhält Gruben für die Augäpfel, in einem dritten sind die häutigen Gehör-Labyrinthe eingebettet, ein vierter endlich vermittelt die Verbindung mit der Wirbelsäule. Auf diese Weise kann man eine Ethmoidal-, eine Orbital-, eine Labyrinth- und eine Occipital-Region unterscheiden.

Ausser dem knorpeligen Primordialcranium entwickeln sich am Kopfe noch zahlreiche Knorpelstücke, welche den Wandungen der Kopfdarmhöhle zur Stütze dienen, in ähnlicher, wenn auch nicht direct vergleichbarer Weise, wie im Bereich der Wirbelsäule die in den Rumpfwandungen entstandenen Rippen (Fig. 375). Sie bilden zusammen einen Skeletapparat, der in der Reihe der Wirbelthiere sehr tiefgreifende, interessante Metamorphosen erfährt. Während er bei den niederen Wirbelthieren eine mächtige Entfaltung erreicht, verkümmert er zum Theil bei den Reptilien, Vögeln und Säugethieren; mit dem Theil aber, welcher bestehen bleibt, giebt er die Grundlage für den Gesichtsschädel ab. Ich beginne mit einer kurzen Skizze der ursprünglichen Verhältnisse niederer Wirbelthiere, besonders der Selachier.

Wie schon in einem früheren Capitel (S. 285) beschrieben worden ist, werden die Seitenwände der Kopfdarmhöhle von den Schlundspalten durchsetzt, deren Zahl sich gewöhnlich bei den Haien auf sechs beläuft (Fig. 376). Die Substanzstreifen, durch welche die Spalten getrennt werden, heissen die häutigen Schlund- oder Visceralbogen. Sie bestehen aus einer bindegewebigen Grundlage, die nach aussen von Epithel überzogen wird, aus quer gestreiften Muskelfasern und aus den Schlundbogengefässen (siehe Seite 531). Sie werden, da sie verschiedene Aufgaben zu erfüllen haben und demgemäss auch eine verschiedene Form gewinnen, als Kiefer-, Zungenbein- und Kiemenbogen unterschieden. Der vorderste von ihnen ist der Kieferbogen; er dient zur Begrenzung der Mundhöhle. Ihm folgt, nur durch eine rudimentäre Schlund-

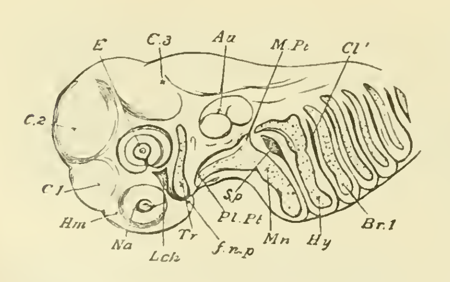


Fig. 376. **Kopf eines Haifischembryo von 11 Linien Länge.** Aus Parker.

Tr Rathke'sche Schädelbalken. *Pl.Pt* Palato-Quadratum. *Mn* Mandibularknorpel. *Hy* Hyoidbogen. *Br'* erster Kiemenbogen. *Sp* Spritzloch. *Cl'* erste Kiemenspalte. *Lch* Rinne unter dem Auge. *Na* Nasenanlage. *E* Augapfel. *Au* Ohrblase. *C.* 1, 2, 3 Gehirnblasen. *Hm* Hemisphären. *f.n.p* Stirnnasenfortsatz.

spalte, das Spritzloch, getrennt, der Zungenbeinbogen, welcher zum Ursprung der Zunge in Beziehung steht. An ihn schliessen sich gewöhnlich fünf Kiemenbogen an.

Zur Zeit, wo das häutige Primordialcranium verknorpelt, finden auch Verknorpelungsprocesse im Bindegewebe der häutigen Schlundbogen statt und lassen die knorpeligen Schlundbogen (Fig. 376) entstehen. Diese zeigen eine regelmässige Gliederung in mehrere über einander gelegene, durch Bindegewebe beweglich verbundene Stücke.

Der Kieferbogen zerfällt auf jeder Seite in ein knorpeliges Palatoquadratum (Fig. 375 *O*) und in einen Unterkiefer (Mandibulare). Dieselben tragen in der sie überziehenden Schleimhaut die Kieferzähne. Die beiden Unterkiefer werden in der Medianebene durch eine straffe Bindegewebsmasse unter einander verbunden. Die folgenden Schlundbogen haben dagegen das Gemeinsame, dass ihre beiden, in mehrere Stücke gegliederten Seitenhälften ventralwärts durch ein unpaares Verbindungsstück, die Copula, in ähnlicher Weise wie die ventralen Rippenenden durch das Brustbein zusammenhängen. Die Stücke des Zungenbeinbogens bezeichnet man in der Reihenfolge von oben nach unten als Hyomandibulare und Hyoid und die Copula als Os entoglossum.

Bei den Säugethieren und dem Menschen (Fig. 186, 189) werden im häutigen Zustand ähnliche Gebilde wie bei den Selachiern angelegt, gehen aber in der Folgezeit nur zum kleinen Theil in knorpelige Stücke über, die auch ihrerseits niemals eine ansehnlichere Entfaltung erlangen und zugleich ihre ursprüngliche Function eingebüsst haben. Sie helfen den Gesichtstheil des Kopfskelets bilden. Zum Theil haben sie uns schon in früheren Capiteln, bei Besprechung des Kopfdarms und des Geruchsorgans beschäftigt. Ich muss daher des Zusammenhangs wegen manches schon früher über das Visceralskelet Vorgetragene wiederholen.

Bei sehr jungen, menschlichen und Säugethierembryonen wird die Mundöffnung von der Seite und von unten durch die paarigen Oberkiefer- und Unterkieferfortsätze begrenzt (Fig. 188, vergl. S. 283). Die ersteren stehen in der Medianebene weit aus einander, indem sich von oben her der unpaare Stirnfortsatz zunächst als ein breiter, hügeliger Vorsprung zwischen sie hineinschiebt. Später wird der Stirnfortsatz gegliedert, indem sich auf seiner gewölbten Fläche die beiden Geruchsgrübchen mit den zum oberen Mundrand führenden Nasenrinnen entwickeln (vergl. S. 483); er zerfällt dann in die äusseren und die inneren Nasenfortsätze. Die äuseren Nasenfortsätze werden vom Oberkieferfortsatz durch eine Rinne getrennt, welche vom Auge zur Nasenfurche führt und die erste Anlage des Thränencanals ist.

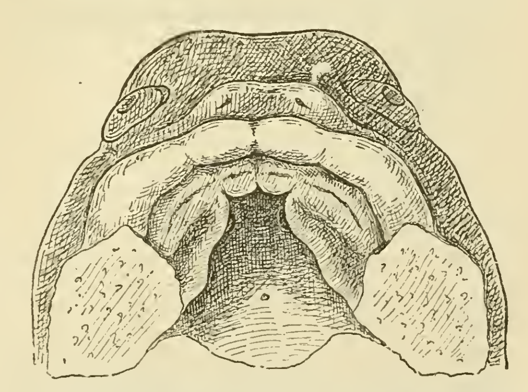


Fig. 377. **Mundhöhlendecke eines menschlichen Embryo mit Anlage der Gaumenfortsätze.** 10 fach vergrössert. Nach His.

Auf den ersten Schlundbogen folgt nach hinten der Zungenbeinbogen (Fig. 189, 190 *zb*), getrennt durch eine kleine Schlundspalte,

welche zur Paukenhöhle und Ohrtrompete wird. An ihn schliessen sich noch drei weitere Schlundbogen mit drei Schlundfurchen (resp. Spalten), welche nur von kurzem Bestand sind.

Auf einem späteren Stadium finden Verschmelzungen zwischen den die Mundöffnung umgebenden Fortsätzen statt (Fig. 377).

Indem die Oberkieferfortsätze sich weiter nach innen vorschieben, treffen sie auf die inneren Nasenfortsätze, verwachsen mit ihnen und erzeugen einen zusammenhängenden oberen Mundrand. Dabei wird jedes Geruchsgrübchen mit der Nasenrinne in einen Canal umgewandelt, der mit einer inneren Oeffnung dicht hinter dem Oberkieferrand in die Mundhöhle führt. Auch verlieren der häutige Ober- und Unterkieferrand ihre oberflächliche Lage, indem die sie überziehende Haut sich in Falten nach aussen erhebt und die Lippen bildet, welche von jetzt ab die Begrenzung der Mundöffnung übernehmen.

Ein drittes Stadium führt mit der Entwicklung des Gaumens die Anlage des Gesichts im Wesentlichen ihrer Vollendung entgegen. (Vergl. Seite 485 bis 486.) Vom häutigen Oberkiefer nehmen zwei nach innen in die Mundhöhle vorspringende Leisten ihre Entstehung (Fig. 334, 335) und vergrössern sich zu den in horizontaler Richtung sich ausbreitenden Gaumenplatten. In der Medianebene treten dieselben zusammen und verschmelzen unter einander und mit dem mittleren Theil des Stirnfortsatzes, der sich mittlerweile unter Vergrösserung des Geruchsorgans zur Nasenscheidewand verdünnt hat. So ist von der primären Mundhöhle ein oberer Raum abgetrennt worden, welcher zur Vergrösserung der Nasenhöhlen beiträgt und sich durch die Choanen in die Rachenhöhle öffnet; gleichzeitig ist eine neue Decke der Mundhöhle entstanden, der Gaumen, der sich weiter in harten und in weichen Gaumen sondert.

An dem jetzt im häutigen Zustand ausgebildeten Gesicht führt der Verknorpelungsprocess eine weitere Sonderung

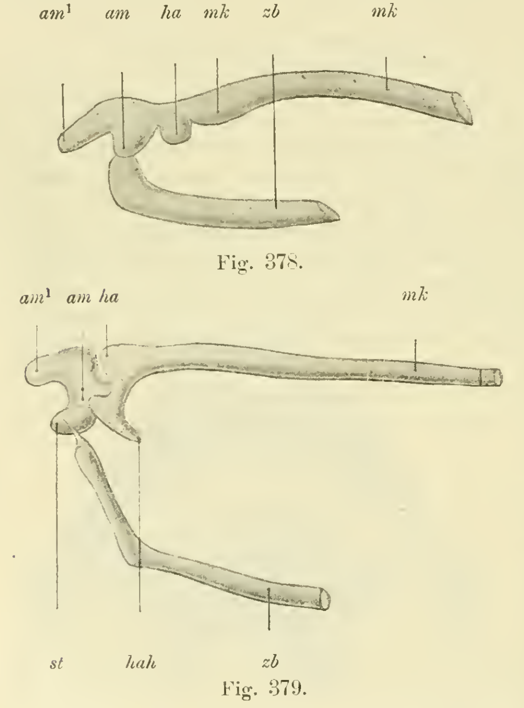


Fig. 378.

Fig. 379.

Fig. 378 und 379. **Die herauspräparirten Meckel'schen und Reichert'schen Knorpel mit der Anlage der Gehörknöchelchen, von einem 2,7 cm langen Embryo vom Schaf.** Nach Salensky.

Fig. 378. *mk* Meckel'scher Knorpel. *ha* Hammer. *am* Ambos (langer Fortsatz). *am*¹ kurzer Fortsatz des Ambos. *zb* knorpeliger Zungenbeinbogen.

Fig. 379. *am* Ambos. *am*¹ kurzer Fortsatz desselben. *ha* Hammer. *hah* Hammergriff. *st* Steigbügel. *mk* Meckel'scher Knorpel. *zb* knorpeliger Zungenbeinbogen.

herbei. Indessen lässt er bei den Säugethieren im Vergleich zu den Selachiern nur kleine und unbedeutende Skelettheile entstehen, welche theils wieder rückgebildet werden (MECKEL'scher Knorpel), theils als Gehörknöchelchen im Dienste des Gehörs Verwendung finden, theils sich zur Anlage des Zungenbeins und Schildknorpels umgestalten.

Wie die Verhältnisse im Einzelnen sich gestalten, werde ich zuerst bei verschieden weit entwickelten Schafsembryonen, alsdann bei einem menschlichen Embryo beschreiben.

Bei einem 2 cm langen Schafsembryo findet man nach der Darstellung von SALENSKY (Fig. 378) zwei lange und dünne, cylindrische Knorpelstäbe, den einen vor, den anderen hinter der ersten Schlundspalte; mit ihren hinteren (proximalen) Enden stossen sie an die Labyrinthregion des Primordialschädels an und sind hier unter einander durch embryonales Bindegewebe verbunden. Bei älteren Embryonen (Fig. 379) wird der erste Schlundbogen immer deutlicher in zwei kleinere Stücke und in ein grösseres Stück durch Einschnürungen an seinem oberen Ende gegliedert. Das erste kleine, der Labyrinthwand am nächsten gelagerte Stück nimmt allmählich die Form des Ambos (*am*) mit seinen Fortsätzen an, das zweite wird zum Hammer (*ha*); beide hängen durch eine Bindegewebsmasse zusammen. Das dritte Stück (*mk*) ist von beträchtlicher Länge, es ist in den häutigen Unterkiefer als drehrunder Stab eingeschlossen und wird zu Ehren seines Entdeckers als MECKEL'scher Knorpel bezeichnet. Mit der Anlage des Hammers bleibt es noch längere Zeit durch eine dünne Knorpelbrücke in Verbindung, auf welcher sich durch periostale Verknöcherung der lange Hammerfortsatz später entwickelt. Der zweite Schlundbogen (*zb*) geht in das Zungenbein ein.

Bei einem menschlichen Embryo aus dem fünften Monat beobachtet man ähnliche Bildungen wie die eben beschriebenen, nur etwas weiter entwickelt. Die Abbildung (Fig. 380) zeigt uns der Labyrinthwand anliegend den an seiner Form leicht erkennbaren Ambos (*am*); mit ihm articulirt der Hammer (*ha*), welcher mit seinem langen Fortsatz continuirlich in den MECKEL'schen Knorpel (*MK*) übergeht. Dieser reicht ventralwärts bis zur Mittellinie herab und vereinigt sich mit dem gleichen Stück der anderen Seite durch Bindegewebe zu einer Art Symphyse.

Der zweite Schlundknorpel, auch der REICHERT'sche Knorpel genannt, hat sich in drei Abschnitte gesondert. Der oberste Abschnitt ist mit der Labyrinthregion, dem noch knorpeligen Felsenbein, verschmolzen und stellt die Anlage des Griffelfortsatzes (Proc. styloideus) (*grf*) dar; der mittlere ist beim Menschen bindegewebig geworden und bildet ein festes Band, das Ligamentum stylohyoideum (*l.sth*), während er bei vielen Säugethieren zu einem ansehnlichen Knorpel wird; der dritte untere Abschnitt liefert das kleine Horn des Zungenbeins (*kh*). Letzteres kann zuweilen, indem die untere Strecke des Ligamentum stylohyoideum verknorpelt, zu ansehnlicher Länge entwickelt sein und bis dicht zum unteren Ende des Griffelfortsatzes hinaufreichen.

Im dritten Schlundbogen tritt nur in der ventralen Strecke ein Verknorpelungsprocess ein und lässt auf jeder Seite des Halses die grossen Zungenbeinhörner (*gh*) hervorgehen. Grosse und kleine Hörner setzen sich an ein unpaares, median gelegenes Knorpelstück an, welches einer Copula des Visceralskelets der Selachier entspricht und zum Körper des Zungenbeins wird.

Auf Verknorpelungen endlich, die in der Gegend des ursprünglich vierten und fünften, häutigen Schlundbogens entstehen, lässt sich der Ursprung des Schildknorpels nach den Untersuchungen von Dubois und Gegenbaur zurückführen.

Zum Visceralapparat gehört auch das dritte Gehörknöchelchen, der Steigbügel (Fig. 380 *st*); er blieb bisher unerwähnt, weil über seine Entwicklung sehr verschiedene Meinungen bestanden haben und zum Theil noch bestehen. Nach der ursprünglichen Ansicht von Reichert, die auch Gegenbaur zu theilen geneigt ist, soll der Steigbügel vom obersten Ende des Zungenbeinbogens abstammen. Kölliker dagegen führte ihn auf den ersten Visceralbogen zurück. Eine dritte Ansicht

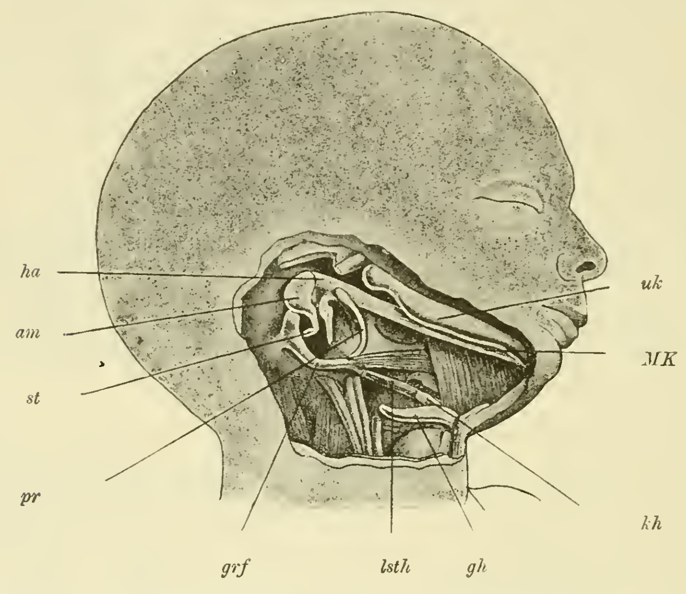


Fig. 380. **Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von 18 Wochen mit freigelegtem Visceralskelet.** Vergrössert. Nach Kölliker.

Der Unterkiefer ist etwas abgehoben, um den Meckel'schen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Das Trommelfell ist entfernt und der Paukenring (Annulus tympanicus) sichtbar.

ha Hammer, der noch ohne Unterbrechung in den Meckel'schen Knorpel *MK* übergeht. *uk* knöcherner Unterkiefer (Dentale), mit seinem am Schläfenbein articulirenden Gelenkfortsatz. *am* Ambos. *st* Steigbügel. *pr* Paukenring (Annulus tympanicus). *grf* Griffelfortsatz. *lsth* Ligamentum stylohyoideum. *kh* kleines Horn des Zungenbeins. *gh* grosses Horn des Zungenbeins.

äusserten Gruber und Parker; nach ihnen soll der Steigbügel gleich in Beziehung zur Fenestra ovalis aus der äusseren Labyrinthwand entstehen, gleichsam als ob er aus ihr herausgeschnitten sei. Endlich nehmen noch Salensky, Gradenigo und Rabl für den Steigbügel einen doppelten Ursprung aus zwei verschiedenen Theilen an. Die in das ovale Fenster eingelassene Platte des Steigbügels soll sich in der zuerst von Gruber und Parker, jetzt wieder von Gradenigo betonten Weise aus der knorpeligen Labyrinthkapsel differenziren, ihre Entwicklung mithin mit dem übereinstimmen, was Stöhr für das Operculum der Amphibien beschrieben hat. Der ringförmige Theil des Steig-

bügels dagegen soll von dem oberen, der Labyrinthkapsel anliegenden Ende des zweiten Schlundbogens abstammen (Gradenigo, Rabl). Beide Anlagen des Steigbügels sollen sehr frühzeitig unter einander verschmelzen und ein kleines Knorpelstückchen darstellen, das einerseits durch ein linsenförmiges Verbindungsstück (Os lentiforme) mit dem Ambos articulirt, andererseits mit seiner plattenförmigen Basis in der Fenestra ovalis festsitzt.

Nach neueren Untersuchungen (Baumgarten, Jacoby, Zondek) scheint mir der Steigbügel ein einheitliches Skeletstück zu sein, welches sich im obersten Theil des häutigen Zungenbeinbogens in unmittelbarer Nähe der knorpeligen Ohrkapsel anlegt. Seine ringförmige Beschaffenheit rührt daher, dass sein Bildungsgewebe von einem kleinen Ast der Carotis interna, der Arteria mandibularis oder Perforans stapedia durchbohrt wird. Diese bildet sich später beim Menschen und einigen Säugethieren vollständig zurück, während sie bei anderen (Nagern, Insectenfressern etc.) als ziemlich ansehnliches Gefäss erhalten bleibt.

Für die hier vertretene Ansicht, dass der Steigbügel dem zweiten, Hammer und Ambos dem ersten Schlundbogen angehören, spricht auch das wichtige Verhältniss der Nervenvertheilung am Musculus stapedius und am Tensor tympani, wie kürzlich in zutreffender Weise von Rabl hervorgehoben worden ist. Der Muskel des Steigbügels wird von dem Nerv des zweiten Schlundbogens, dem Facialis, versorgt; er bildet eine zusammengehörige Gruppe mit dem M. stylohyoideus und dem hinteren Bauch des Biventer; der Muskel des Hammers empfängt einen Ast des Trigeminus, welcher der Nerv des Kieferbogens ist.

Die Trennung der Innervationsgebiete macht sich auch sonst noch an den Gaumenmuskeln geltend, von denen der eine, der Tensor veli palatini, vor der Eustachischen Röhre, dem Rest der ersten Schlundspalte, entspringt und daher dem Trigeminus zugetheilt ist, während der Levator veli palatini und Azygos uvulae hinter ihr liegen und, weil zum Zungenbeinbogen gehörig, Zweige des Facialis empfangen. (Rabl.)

Ursprünglich befinden sich alle Gehörknöchelchen, in weiches Gallertgewebe eingebettet, ausserhalb der Paukenhöhle, die noch als eine enge Spalte erscheint. Erst nach der Geburt ändert sich dieses Verhältniss. Unter Aufnahme von Luft weitet sich die Paukenhöhle aus, ihre Schleimhaut stülpt sich zwischen die Gehörknöchelchen aus, wobei das eben erwähnte Gallertgewebe einem Schrumpfungsprocess anheimfällt. Gehörknöchelchen und Chorda tympani kommen so scheinbar frei in die Paukenhöhle zu liegen; genau betrachtet aber sind sie nur in dieselbe vorgeschoben, da sie auch beim Erwachsenen noch in Schleimhautfalten eingeschlossen sind und dadurch mit der Wand der Paukenhöhle ihren ursprünglichen und genetisch begründeten Zusammenhang bewahren.

Bis jetzt ist im Grossen und Ganzen der Aufbau des Kopfskelets noch ein einfacher. Dagegen erreicht er auf dem dritten Entwicklungsstadium mit dem Eintritt des Verknöcherungsprocesses in kurzer Zeit eine sehr hohe Complication. Die Complication wird namentlich dadurch herbeigeführt, dass sich zwei vollständig verschiedene Knochenarten entwickeln, von denen man die einen als primordiale, die anderen als Deck- oder Belegknochen bezeichnet hat.

Primordiale Knochen sind solche, die sich aus dem knorpeligen Primordialskelet selbst entwickeln. Entweder entstehen hierbei, wie es bei der Verknöcherung der Wirbelsäule, der Rippen und des Brustbeins beschrieben wurde, Knochenkerne im Innern des Knorpels nach Erweichung und Auflösung seiner Grundsubstanz, oder es ändert die Knorpeloberhaut (das Perichondrium) ihre bildende Thätigkeit und scheidet anstatt Knorpelschichten Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aus. Im ersten Fall kann man von einer entochondralen, im zweiten Fall von einer perichondralen Verknöcherung reden. Auf beide Weisen kann das knorpelige Primordialskelet verdrängt und durch ein knöchernes ersetzt werden, wobei in den einzelnen Wirbelthierclassen Knorpelreste in bald grösserem, bald geringerem Umfang erhalten bleiben.

Die Deck- oder Belegknochen dagegen nehmen ausserhalb des Primordialschädels in dem ihn einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung entweder in der seine Oberfläche bedeckenden Haut oder in der die Kopfdarmhöhle auskleidenden Schleimhaut. Sie sind daher Verknöcherungen, welche am ganzen übrigen Achsenskelet nicht vorkommen und welche auch dem Kopfskelet ursprünglich fremd sind. Daher kann man sie auf früheren Entwicklungsstadien und in manchen Wirbelthierclassen selbst beim erwachsenen Thier abpräpariren, ohne den Primordialschädel in irgend einer Weise zu beschädigen. Anders liegt es bei den primären Knochen, deren Entfernung immer eine theilweise Zerstörung des Knorpelskelets bedingt.

Wenn die Belegknochen dem Kopfskelet, wie oben gesagt wurde, ursprünglich fremd sind, so erwächst daraus die Frage nach ihrer Herkunft. Zu ihrer Beantwortung muss ich etwas weiter ausholen.

Bei niederen Wirbelthieren entwickelt sich ausser dem inneren, knorpeligen Achsenskelet noch ein äusseres oder Hautskelet, welches zum Schutz der Körperoberfläche dient, sich aber am Mund auch noch eine Strecke weit in die Kopfdarmhöhle fortsetzt und hier als Schleimhautskelet bezeichnet werden kann. Im einfachsten Zustand besteht es, wie der Schuppenpanzer der Selachier, aus kleinen, dicht bei einander gelegenen Zähnchen, den Placoidschuppen, die durch Verknöcherung von Haut- und Schleimhautpapillen hervorgegangen sind. In anderen Abtheilungen der Fische setzt sich der Hautpanzer aus grösseren oder kleineren Knochenplatten zusammen, die auf ihrer freien Fläche zahlreiche Zähnchen oder einfachere Stacheln tragen. Sie werden als Schuppen, Schilder, Tafeln, Hautknochen je nach ihrer Form und Grösse beschrieben; sie lassen sich aus dem Placoidschuppenpanzer der Selachier in sehr einfacher Weise ableiten, dadurch dass grössere oder kleinere Gruppen von Zähnchen an ihrer Basis verschmolzen sind und so grössere oder kleinere Skeletstücke erzeugt haben. Grössere Knochenstücke entstehen meist im Bereich des Kopfskelets und besonders an solchen Stellen, wo knorpelige Theile der Schädelkapsel oder der Schlundbogen dicht an die Oberfläche herantreten. So findet man bei vielen Ganoiden und Teleostiern das Gehirn von einer doppelten Kapsel eingehüllt, von einer inneren, rein knorpeligen oder mit Knochenkernen versehenen Kapsel und von einem ihr unmittelbar aufliegenden, knöchernen Panzer.

Bei den höheren Wirbelthieren wird das Hautskelet meist vollständig rückgebildet, am Kopf aber bleibt es

zum grossen Theil erhalten und liefert die oben erwähnten Deck- und Belegknochen, die zur Ergänzung und Vervollständigung des inneren Skelets beitragen.

In die ursprüngliche Entwicklung der Deckknochen kann man bei vielen Amphibien noch interessante Einblicke thun (Fig. 381). Pflugschar- und Gaumenbeine zum Beispiel, welche Belegknochen sind, entstehen bei sehr jungen Tritonlarven in der Weise, dass sich in der Schleimhaut der Mundhöhle kleine Zähnchen (*z'*) bilden, und dass diese dann an ihrer Basis zu kleinen, zahntragenden Knochenplatten (*z,z*) verschmelzen. Die Knochenplatten vergrössern sich eine Zeit lang, indem in der benachbarten Schleimhaut weitere Zahnspitzen angelegt werden und sich an ihren Rand neu ansetzen; später verlieren sie häufig den Besatz der Zähnchen, welche resorbirt und zerstört werden.

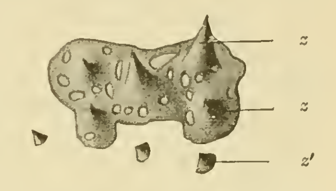


Fig. 381. **Pflugscharbein (Vomer) einer 1,3 cm langen Axolotllarve.**
Durch Verschmelzung von Zähnen *z*, *z* ist eine zahntragende Knochenplatte in der Schleimhaut entstanden. *z'* in Entwicklung begriffene Zahnspitzchen, die sich später an den Rand der Knochenplatte ansetzen und zu ihrem Wachsthum beitragen.

Der hier geschilderte, ursprüngliche Entwicklungsprocess der Deckknochen ist bei den meisten Amphibien, man kann sagen, abgekürzt. Bei ihnen werden an den Stellen der Schleimhaut, welche Pflugschar- und Gaumenbein einnehmen, Zahnspitzchen überhaupt nicht mehr angelegt, sondern es findet in der Gewebsschicht, in welcher sonst die Basen der Zähnchen verschmolzen sein würden, ein Verknöcherungsprocess direct statt. In derselben abgekürzten Weise nehmen dann auch die Deckknochen bei allen Reptilien, Vögeln und Säugethieren ihren Ursprung.

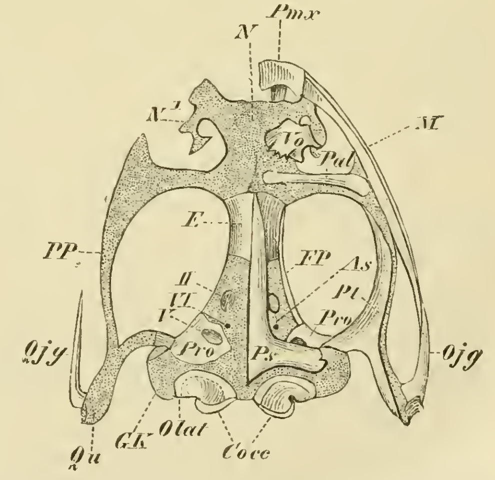


Fig. 382. **Schädel vom Frosch (Rana esculenta).** Ansicht von unten. Nach Ecker.
Der Unterkiefer ist entfernt. Auf der linken Seite der Figur sind die Belegknochen vom knorpeligen Theil des Schädels abgelöst worden.
Cocc Condyli occipitales. *Olat* Occipitale laterale. *GK* Gehörkapsel. *Qu* Quadratum. *Qjg* Quadrato-Jugale. *Pro* Prooticum. *Ps* Parasphenoid. *As* Alisphenoid. *Pt* knöchernes Pterygoid. *PP* Palato-Quadratum. *FP* Fronto-Parietale. *E* Ethmoid (Os en ceinture). *Pal* Palantinum. *VO* Vomer. *M* Maxilla. *Pmx* Praemaxillare. *N*, *N*[1] knorpeliges Nasengerüst. *II*, *V*, *VI* Austrittsöffnung des N. opticus, Trigeminus und Abducens.

Ueber die ursprüngliche Stellung der Deckknochen zum Primordialskelet geben ebenfalls die Schädel vieler Amphibien (Frosch, Axolotl) den besten Aufschluss (Fig. 382). Man findet die Deckknochen locker dem Primordialschädel aufgelagert und kann sie bei einiger Geschicklichkeit leicht entfernen. So sind auf der linken Seite der nebenstehen-

den Figur die Praemaxillaria (*Pmx*), Maxillaria (*M*), Vomer (*Vo*), Palatinum (*Pa*), Pterygoid (*Pt*), Parasphenoid (*Ps*) abgelöst, während sie rechts erhalten sind. Nach ihrer Ablösung gewinnt man das eigentliche innere Kopfskelet, eine noch zum grossen Theil aus dem ursprünglichen Knorpelgewebe bestehende Kapsel (*N*, N^1, *PP*, *Qu*), in welcher aber an einzelnen Stellen Knochenstücke eingelassen sind: die Occipitalia (*Olat*), Petrosa (*Pro*), Sphenoidea (*E*) etc.

Bei den höheren Wirbelthieren, insbesondere bei den Säugethieren, sind das Primordialcranium, die primären Verknöcherungen und die Belegknochen, die bei den Fischen und Amphibien auch beim erwachsenen Thiere leicht von einander zu unterscheiden sind, nur auf sehr frühen Entwicklungsstadien als gesonderte Theile zu erkennen; später wird eine Unterscheidung immer schwieriger, zuletzt unmöglich. Es hängt dies von verschiedenen Factoren ab.

Einmal wird das knorpelige Primordialcranium von Anfang an in einem theilweise verkümmerten Zustande angelegt; ein grosser Theil seiner Decke fehlt; die so entstandene Oeffnung wird durch eine Bindegewebsmembran verschlossen.

Zweitens schwindet das knorpelige Primordialcranium später theils durch Auflösung, theils durch Umwandlung in primordiale Knochen fast vollständig bis auf geringe Reste, welche sich allein in der knorpeligen Nasenscheidewand und den damit verbundenen Knorpeln der äusseren Nase erhalten haben.

Drittens ist am ausgebildeten Schädel eine Unterscheidung der primordialen Knochen und der Deckknochen nicht mehr möglich. Denn letztere verlieren ihre oberflächliche Lage, verbinden sich innig mit den aus dem Primordialschädel entstandenen Knochen und bilden mit ihnen, die Lücken ausfüllend, ein festes, geschlossenes Knochengehäuse gemischten Ursprungs.

Viertens verschmelzen beim erwachsenen Thiere vielfach Knochen, die beim Embryo getrennt angelegt werden und sich bei niederen Wirbelthieren auch getrennt erhalten. Es verschmelzen nicht nur Knochen desselben Ursprungs, sondern auch Beleg- und primordiale Knochen, wodurch die Möglichkeit ihrer Unterscheidung später vollständig aufgehoben wird. Viele Knochen des menschlichen Schädels stellen somit Knochencomplexe dar.

Im Allgemeinen kann als Regel gelten, dass die Verknöcherungen an der Basis und Seitenwand des Schädels primordiale sind, dass dagegen an der Decke und im Gesicht Belegknochen auftreten.

Im Einzelnen gehören zu den primordialen Elementen folgende Theile des menschlichen Schädels: 1) das Hinterhauptsbein mit Ausnahme des oberen Theiles der Schuppe, 2) das Keilbein mit Ausnahme der inneren Lamelle des Flügelfortsatzes, 3) das Siebbein und die Muscheln, 4) die Pyramide und der Warzenfortsatz des Schläfenbeins, 5) die Gehörknöchelchen: Hammer, Ambos, Steigbügel, 6) der Körper des Zungenbeins mit grossem und kleinem Horn.

Dagegen sind Belegknochen 1) der obere Theil der Schuppe des Hinterhauptsbeins, 2) das Scheitelbein, 3) das Stirnbein, 4) die Schuppe des Schläfenbeins, 5) die innere Lamelle des Flügelfortsatzes vom Keilbein, 6) der Annulus tympanicus, 7) das Gaumenbein, 8) Pflugscharbein, 9) Nasenbein, 10) Thränenbein, 11) Jochbein, 12) Oberkiefer, 13) Unterkiefer.

Nach dieser Uebersicht lasse ich einige genauere Details über die Entwicklung der oben aufgezählten Kopfknochen folgen.

I. Knochen der Schädelkapsel.

1) Das Hinterhauptsbein stellt zuerst einen das Hinterhauptsloch umgebenden knorpeligen Ring dar, der am Anfang des dritten Monats von vier Punkten aus zu verknöchern beginnt. Ein Knochenkern bildet sich nach unten, ein anderer nach oben vom Hinterhauptsloch, zwei weitere zu seinen Seiten. Auf diese Weise entstehen vier Knochen, die je nach dem Grad ihrer Entwicklung durch breitere, später schmälere Knorpelstreifen zusammenhängen. Bei niederen Wirbelthieren, Fischen, Amphibien (Fig. 382 *Olat*) erhalten sie sich in diesem Zustand getrennt und werden als Occipitale basilare, superius und laterale unterschieden.

Zu ihnen gesellt sich bei den Säugethieren und beim Menschen noch ein Deckknochen, der weiter oberhalb des Hinterhauptslochs mit zwei getrennten Verknöcherungscentren im Bindegewebe seinen Ursprung nimmt, das Interparietale. Es beginnt schon im dritten Foetalmonat mit dem Occipitale superius zu verschmelzen und mit ihm zusammen die Schuppe zu bilden, doch so, dass bis zur Geburt eine von links und rechts einspringende Furche die Grenze der beiden genetisch verschiedenen Theile andeutet.

Beim Neugeborenen sind Schuppe, Occipitalia lateralia und O. basilare noch durch schmale Knorpelreste von einander getrennt. Im ersten Jahre verschmilzt darauf die Schuppe mit den Seitentheilen (Partes condyloideae), und zuletzt verbindet sich mit diesen noch im dritten bis vierten Jahre der Grundtheil (pars basilaris). Das Hinterhauptsbein ist also ein aus fünf getrennten Knochen entstandener Complex.

2) Das Keilbein entsteht gleichfalls aus zahlreichen, in der Basis des Primordialcranium auftretenden Knochenkernen, die in niederen Wirbelthierclassen getrennt bleibende Theile der Schädelkapsel darstellen. In der Verlängerung der Pars basilaris des Hinterhauptsbeins nach vorn erscheinen in der Gegend der Sattelgrube ein hinteres und ein vorderes Paar von Knochenkernen und bilden die Anlage des vorderen und des hinteren Keilbeinkörpers. Zur Seite derselben entwickeln sich besondere Knochenkerne für die kleinen und für die grossen Flügel.

Bei den meisten Säugethieren verschmelzen die kleinen Flügel mit dem vorderen, die grossen Flügel mit dem hinteren Körper. Es entstehen daher zwei durch einen dünnen Knorpelstreifen getrennte Keilbeine, ein vorderes und ein hinteres, welches sich nach vorn an das Hinterhauptsbein anschliesst. Beim Menschen vereinigen sich schliesslich noch beide durch Verknöcherung des oben erwähnten Knorpelstreifens zum unpaaren, einfachen, mit mehreren Fortsätzen versehenen Keilbein. Die Verschmelzungen der zahlreichen Knochenkerne gehen hier in der Reihenfolge vor sich, dass im sechsten foetalen Monat die kleinen Keilbeinflügel mit dem vorderen Körper verwachsen, kurz vor der Geburt dieser mit dem hinteren Körper verschmilzt, und im ersten Lebensjahre sich noch die grossen Flügel hinzugesellen. Von diesen wachsen nach abwärts die äusseren Lamellen der Flügelfortsätze hervor, während die inneren als Deckknochen angelegt werden. Im Bindegewebe der Seitenwand der Mundhöhle entwickelt sich ein besonderer Verknöcherungsherd und liefert ein dünnes Knochenblättchen, das sich bei

vielen Säugethieren als ein besonderes, dem Flügelfortsatz des Keilbeins anliegendes Skeletstück (Os pterygoideum) erhält. Beim Menschen verschmilzt es frühzeitig mit dem Keilbein, obwohl es einen von ihm ganz verschiedenartigen Ursprung hat.

3) Das Schläfenbein ist ein Complex verschiedener Knochen, die noch beim Neugeborenen zum grössten Theil getrennt sind. Das Felsenbein mit dem Warzenfortsatz entwickelt sich mit mehreren Knochenkernen aus dem Theil des Primordialschädels, welcher das Gehörorgan einschliesst und daher auch als knorpelige Ohrkapsel bezeichnet worden ist. Mit ihm vereinigt sich nach der Geburt der Griffelfortsatz, der beim Embryo ein Knorpelstück ist, das aus dem oberen Ende des 2. Schlundbogens hervorgeht und durch einen eigenen Knochenkern selbständig verknöchert.

Zu den primordialen gesellen sich beim Menschen zwei Deckknochen, Schuppe und Paukentheil, welche dem Primordialcranium ebenso fremd sind, wie die Scheitel- oder Stirnbeine. Von ihnen ist der Paukentheil (Fig. 380 *pr*) anfänglich ein schmaler, knöcherner Ring, welcher zur Einrahmung des Trommelfells dient. Er entwickelt sich im Bindegewebe nach aussen von den Gehörknöchelchen, besonders nach aussen vom Hammer (*ha*) und des mit ihm verbundenen Meckel'schen Knorpels (*MK*). So erklärt sich die Lage des langen Fortsatzes des Hammers in der Fissura petrotympanica, wenn bald nach der Geburt die primordialen und die Deckknochen unter einander verschmelzen. Der Paukenring nämlich verbreitert sich allmählich zu einer Knochenplatte, welche dem äusseren Gehörgang zur Stütze dient; die Platte verwächst dann mit dem Felsenbein bis auf eine enge Spalte, die Fissura petrotympanica oder Glaseri, welche offen bleibt, weil hier die Chorda tympani und der lange Fortsatz des Hammers beim Embryo zwischen die Knochen, als sie noch getrennt waren, eingeschoben waren.

Bei niederen Wirbelthieren, aber auch bei vielen Säugern, bleiben die angeführten Stücke getrennt und werden in der vergleichenden Anatomie als Os petrosum, Os tympanicum und Os squamosum unterschieden.

4) Das Siebbein und die Nasenmuscheln sind primordiale Knochen, die sich aus dem hinteren Theil der knorpeligen Nasenkapsel entwickeln, während ihr vorderer Theil bestehen bleibt und die knorpelige Nasenscheidewand und die äusseren Nasenknorpel liefert.

„Die Ossification beginnt in der Lamina papyracea im fünften Monat. Dann folgt die Verknöcherung der unteren und der mittleren Muschel. Bei der Geburt stehen diese durch knorpelige Theile des Siebbeins in Zusammenhang. Nach der Geburt verknöchert die senkrechte Platte mit der Crista galli zuerst, dann folgt die Ossification der oberen Muschel und der allmählich sich bildenden Labyrinthe, von denen aus auch die betreffende Hälfte der Siebplatte verknöchert. Erst vom 5.—7. Jahre tritt eine Vereinigung der beiden seitlichen Hälften mit der Lamina perpendicularis ein.“ (Gegenbaur.)

Von den Deckknochen des Primordialcranium, die im Allgemeinen am Anfange des dritten Monats zu verknöchern beginnen, erhalten sich getrennt: das Scheitelbein, das Stirnbein, Nasenbein, Thränenbein und Pflugscharbein. Von diesen ist das Stirnbein ursprünglich ebenfalls eine paarige Bildung und besteht als solche noch bis ins zweite Lebensjahr hinein, in welchem die Verschmelzung der Stirnnaht beginnt. Nasen- und Thränenbeine sind Belegknochen der knorpeligen Nasenkapsel.

Das Pflugscharbein entsteht zu beiden Seiten der knorpeligen Nasenscheidewand im dritten Monat als paarige Bildung. Die beiden Lamellen verschmelzen später unter Schwund des zwischen ihnen gelegenen Knorpels.

II. Knochen des Visceralskelets.

Die übrigen Kopfknochen, welche bisher nicht erwähnt wurden, gehören dem Visceralskelet an, theils als primordiale, theils als Belegknochen.

Primordiale Theile sind das Zungenbein und die Gehörknöchelchen, Ambos, Hammer und Steigbügel. Sie zeichnen sich durch sehr geringe Dimensionen aus und treten gegenüber den mächtig entwickelten Belegknochen sehr in den Hintergrund. Das Zungenbein beginnt gegen Ende des embryonalen Lebens von mehreren Punkten aus zu verknöchern. Die Gehörknorpel erhalten schon im vierten Monat vom Periost aus einen knöchernen Ueberzug, innerhalb dessen hier und da Knorpelreste auch beim Erwachsenen bestehen bleiben. Nach neueren Untersuchungen erweist sich der Hammer als ein zusammengesetztes Skeletstück. Der lange Fortsatz nämlich entwickelt sich als ein Belegknochen auf dem Theil des Meckel'schen Knorpels, der zwischen Felsenbein und Paukenring hindurchtritt. Während der Knorpel sich rückbildet, verschmilzt der Belegknochen mit dem grösseren primordialen Theil des Hammers. Wahrscheinlich entspricht er dem Os angulare niederer Wirbelthiere.

Die Belegknochen des Visceralskelets, Oberkiefer, Gaumenbein, Flügelbein, Jochbein und Unterkiefer entwickeln sich in der Umgebung der Mundöffnung im Bindegewebe des häutigen Ober- und Unterkieferfortsatzes.

Die Oberkiefer sind ein Complex von zwei Paar Knochen, die sich bei den meisten Wirbelthieren auch getrennt erhalten. Ein Paar entwickelt sich auf den beiden Oberkieferfortsätzen lateral von der knorpeligen Nasenkapsel. Das andere Paar erscheint in der achten bis neunten Woche, wie Th. Kölliker genau verfolgt hat, auf dem zwischen beiden Nasenlöchern gelegenen Theil des Stirnfortsatzes. Es entspricht einem wirklichen paarigen Zwischenkiefer (Intermaxillare, Praemaxillare) und schliesst später die Anlagen der vier Schneidezähne in sich ein.

Die zwei Zwischenkiefer verschmelzen beim Menschen frühzeitig mit den Anlagen der zwei Oberkiefer, nachdem sich zuvor die zwei häutigen Oberkieferfortsätze mit den inneren Nasenfortsätzen verbunden haben. An jugendlichen Schädeln bezeichnet noch eine vom Foramen incisivum quer nach aussen ziehende, nahtartige Stelle (die Sutura incisiva), welche zuweilen auch beim Erwachsenen erhalten ist, die Grenze zwischen Maxillare und Intermaxillare.

Von den zwei Oberkiefern wachsen frühzeitig horizontale Lamellen in die Gaumenfortsätze hinein und erzeugen mit entsprechenden Fortsätzen der beiden Gaumenbeine den harten oder knöchernen Gaumen.

Gaumenbeine und Flügelbeine entwickeln sich in der Decke und Seitenwand der Mundhöhle, sie sind daher Schleimhautknochen. Die Flügelbeine legen sich, wie schon auf Seite 571 erwähnt wurde, den knorpeligen, nach vorn gerichteten Auswüchsen der grossen Keilbeinflügel an. Bei vielen Säugethieren erhalten sie sich zeitlebens getrennt

vom Keilbein, beim Menschen aber verwachsen sie mit ihm und werden nun als innere Lamellen der Flügelfortsätze von den äusseren Lamellen unterschieden, welche durch Verknöcherung des Knorpels ihren Ursprung nehmen.

Die Vorgänge bei der Entwicklung des Visceralskelets, welche hier und in früheren Abschnitten (Seite 282, 485) besprochen worden sind, geben die Grundlage ab für das Verständniss von Missbildungen, welche beim Menschen ziemlich häufig in der Oberkiefer- und Gaumengegend beobachtet werden. Ich meine die Lippen-, Kiefer- und Gaumenspalten, welche nichts Anderes als Hemmungsmissbildungen sind. Sie entstehen, wenn die einzelnen Anlagen, von welchen die Oberlippe, der Oberkiefer und der Gaumen gebildet werden, nicht zur normalen Vereinigung gelangen (Fig. 333—336).

Die Hemmungsmissbildung kann sehr verschiedene Variationen darbieten, je nachdem die Verwachsung gänzlich oder nur theilweise, auf beiden Seiten des Gesichts oder nur einseitig unterblieben ist.

Bei totaler Hemmung, bei doppelseitiger Gaumen-, Kiefer-, Lippenspalte stehen beide Nasenhöhlen mit der Mundhöhle durch eine von vorn nach hinten durchgehende, linke und rechte Spalte in weitem Zusammenhang. Von oben ragt die Nasenscheidewand frei in die Mundhöhle hinein, nach vorn verbreitert sie sich und trägt hier den mangelhaft ausgebildeten Zwischenkiefer mit den verkümmerten Schneidezähnen. Vor ihm liegt ein kleiner Hautwulst, die Anlage des Mittelstücks der Oberlippe. Seitwärts von den Spalten und den Nasenlöchern, die nach unten keinen Abschluss erhalten haben, liegen die beiden getrennten Oberkieferfortsätze mit den knöchernen Oberkiefern und den Anlagen der Eck- und Backzähne. Von ihnen springen die horizontalen Gaumenplatten nur eine kleine Strecke weit als Leisten in die Mundhöhle vor und haben den Anschluss an die Nasenscheidewand nicht erreicht. Eine derartige Missbildung ist sehr lehrreich auch für das Verständniss der früher beschriebenen, normalen Entwicklungsprocesse

Wenn die Hemmung nur eine theilweise ist, so kann die Verschmelzung entweder nur an den Oberkieferfortsätzen oder nur an den Gaumenplatten auf einer oder auf beiden Seiten unterbleiben. Im ersten Fall entsteht die Kieferlippenspalte oder sogar nur eine Lippenspalte (Hasenscharte), während harter und weicher Gaumen normal gebildet sind. Im anderen Falle ist der Oberkiefer gut entwickelt und äusserlich von einer Missbildung nichts wahrzunehmen, während ein einseitiger oder doppelseitiger Spalt durch den weichen Gaumen oder gleichzeitig auch noch durch den harten Gaumen hindurchgeht (Wolfsrachen).

Mit eingreifenden Metamorphosen ist die Entwicklungsgeschichte des Unterkiefers verbunden. Wie schon früher dargestellt wurde, wird bei den jüngsten Embryonen die Mundhöhle von unten her durch die häutigen Unterkieferfortsätze begrenzt. In ihnen entwickelt sich dann (Fig. 383) der Meckel'sche Knorpel (*MK*), der mit seinem Schädelende die Anlage des Hammers (*ha*) liefert (vergleiche Seite 565) und dadurch wieder mit dem Ambos (*am*) in Gelenkverbindung steht. An seinem ventralen Ende verbindet er sich in der

Mittellinie bei den Säugethieren mit dem entsprechenden Theil der anderen Seite, während beim Menschen ein kleiner Zwischenraum zwischen ihnen bleibt.

Da die oben genannten kleinen Knorpelchen im ersten häutigen Schlundbogen entstanden sind, entsprechen sie in ihrer Lage, nicht minder auch in ihrer gegenseitigen Verbindung und in manchen anderen Beziehungen den grossen Knorpelstücken, die wir oben bei den Selachiern (Fig. 375) als Palatoquadratum (*O*) und Mandibulare (*U*) kennen gelernt haben. Bei den Selachiern dienen Palatoquadratum und Mandibulare als echter Kieferapparat, indem sie auf ihren Rändern die nur in der Schleimhaut befestigten Zähne tragen und indem sich an ihre Oberfläche die Kaumuskeln ansetzen.

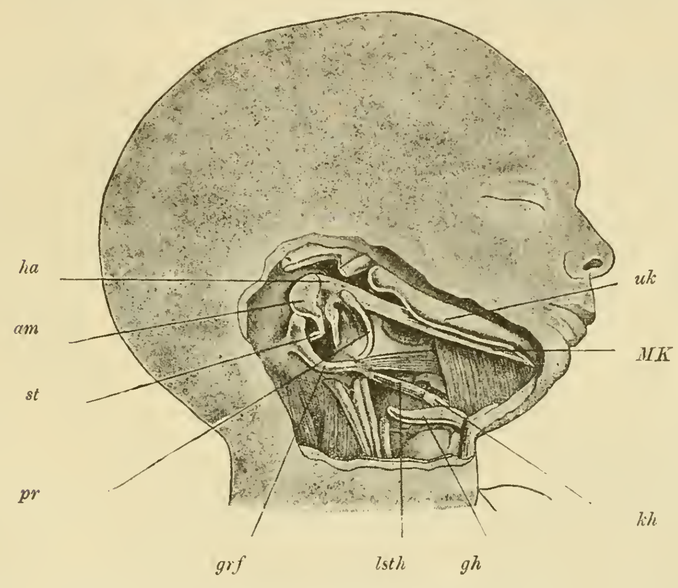


Fig. 383. **Kopf und Hals eines menschlichen Embryo von 18 Wochen mit freigelegtem Visceralskelet.** Vergrössert. Nach Kölliker.

Der Unterkiefer ist etwas abgehoben, um den Meckel'schen Knorpel zu zeigen, der zum Hammer führt. Das Trommelfell ist entfernt und der Paukenring (Annulus tympanicus) sichtbar.

ha Hammer, der noch ohne Unterbrechung in den Meckel'schen Knorpel *MK* übergeht. *uk* knöcherner Unterkiefer (Dentale), mit seinem am Schläfenbein articulirenden Gelenkfortsatz. *am* Ambos. *st* Steigbügel. *pr* Paukenring (Annulus tympanicus). *grf* Griffelfortsatz. *lsth* Ligamentum stylohyoideum. *kh* kleines Horn des Zungenbeins. *gh* grosses Horn des Zungenbeins.

Bei den Säugethieren und den Menschen ist die Aufgabe der im ersten Schlundbogen entstandenen Knorpel eine wesentlich andere geworden; sie sind in den Dienst des Gehörapparats getreten; eine tiefgreifende, in ihrem Endergebniss wunderbare und höchst bedeutungsvolle Metamorphose hat sich hier vollzogen. Um dieselbe zu verstehen, muss ich ein paar vergleichend anatomische Thatsachen kurz berühren.

Mit dem Auftreten von Verknöcherungen verliert der primäre Unterkiefer bei den Knochenfischen, Amphibien und Reptilien seine einfache Beschaffenheit und wandelt sich zu einem oft sehr zusammengesetzten

Apparat um. Die Verknöcherungen sind wieder in derselben Weise, wie es im Bereich des übrigen Kopfskelets der Fall ist, von zweierlei verschiedener Art, primäre und secundäre. Primär ist ein Knochen, der im Gelenktheil des Knorpels auftritt und das Os articulare liefert. Dazu gesellen sich mehrere, im umgebenden Bindegewebe entstehende Belegknochen, von denen zweien, dem Angulare und dem Dentale, eine allgemeinere Bedeutung zukommt. Beide legen sich an der Aussenseite des Knorpelstabes an, das Angulare nahe am Gelenk, das Dentale nach vorn von ihm bis zur Symphyse. Das Dentale wird ein wichtiges Skeletstück, das eine beträchtliche Grösse erreicht, in seinem oberen Rand die Zähne aufnimmt und den Meckel'schen Knorpel der Art umwächst, dass er fast allseitig in einen knöchernen Cylinder eingeschlossen wird. Der ganze complicirte Apparat, zusammengesetzt aus mehreren Knochen und aus dem von ihnen eingeschlossenen, ursprünglichen Knorpel, bewegt sich im primären Kiefergelenk zwischen Palatoquadratum und Os articulare.

Denselben Anlagen begegnen wir auch bei den Säugethieren und beim Menschen wieder. Im Gelenktheil des Unterkieferknorpels, der die Form des Hammers angenommen hat (Fig. 379 u. 383 *ha*), bildet sich ein besonderer Knochenkern, der dem Articulare anderer Wirbelthiere entspricht. In seiner Nähe erscheint als Belegknochen ein ausserordentlich kleines Angulare, das später mit ihm verschmilzt und den langen Fortsatz des Hammers liefert. Der zweite Belegknochen oder das Dentale (Fig. 383 *uk*) erreicht dagegen eine beträchtliche Grösse und wird allein zum später functionirenden Unterkiefer, während die übrigen Theile, welche bei den Knochenfischen, Amphibien, Reptilien und Vögeln im zusammengesetzten Kieferapparat beim Kaugeschäft mitwirken (Palatoquadratum [resp. Quadratum], Articulare, Angulare und Meckel'scher Knorpel), ihre ursprüngliche Function verlieren und eine anderweite Verwendung finden.

Die wichtigste Veranlassung zu dieser tiefgreifenden Umgestaltung ist wohl hauptsächlich darin zu suchen, dass bei den Säugethieren und beim Menschen sich an Stelle des primären Kiefergelenks ein neues secundäres Kiefergelenk entwickelt. Das primäre Kiefergelenk, in welchem das zahntragende Dentale bewegt wird, liegt, wie wir oben gesehen haben, zwischen Palatoquadratum und Articulare.

Da nun bei den Säugethieren das Palatoquadratum und das Articulare dem Ambos und dem Hammer entsprechen, so ist im Hammer-Ambosgelenk das primäre Kiefergelenk niederer Wirbelthiere zu suchen. Vermittelst desselben wird bei den Säugethieren und dem Menschen das Dentale nicht mehr bewegt, weil dieses selbst mit der Schädelkapsel eine directere Gelenkverbindung eingeht. Es sendet nämlich einen Knochenfortsatz, den Processus condyloideus (Fig. 383) nach oben empor und verbindet sich hierdurch mit der Schuppe des Schläfenbeins in einiger Entfernung vor dem primären Gelenk zum secundären Kiefergelenk, an welchem nur Belegknochen theilnehmen.

Die naturgemässe Folge von der neuen Gelenkbildung ist, dass der primäre Unterkieferapparat für den Kauact überflüssig geworden ist und in seiner Entwicklung gehemmt wird. Ambos, Hammer und das dem letzteren verbundene Angulare werden in Theile des Gehörorgans umgewandelt (siehe Seite 565). Der übrige Theil des Meckel'schen Knorpels (*MK*) beginnt beim Menschen vom sechsten Monat an zu

verkümmern. Eine Strecke, welche vom langen Fortsatz des Hammers an oder von der Fissura petrotympanica bis zur Eintrittsstelle in den knöchernen Unterkiefer am Foramen alveolare reicht, wandelt sich in einen Bindegewebsstreifen, das Ligamentum laterale internum maxillae inferioris, um. Eine kleine Strecke nahe am vorderen Ende erhält schon früh einen besonderen Knochenkern und verschmilzt mit dem Belegknochen. Was sonst noch vom Meckel'schen Knorpel im Canal des Unterkiefers vom Foramen alveolare an eingeschlossen ist, wird allmählich zerstört und aufgelöst, doch werden Reste des Knorpels noch beim Neugeborenen in der Symphyse aufgefunden.

Ursprünglich ist der knöcherne Unterkiefer eine paarige Bildung, bestehend aus zwei zahntragenden Hälften. Diese erhalten sich bei vielen Säugethieren auch getrennt und werden durch Bindegewebe zu einer Symphyse verbunden. Beim Menschen vereinigen sie sich im ersten Lebensjahr durch Verknöcherung des Zwischengewebes zu einem unpaaren Stück.

Eine besondere Eigenthümlichkeit zeigt das Gelenkende des sich als Belegknochen entwickelnden Unterkiefers. Anstatt sich direct durch Verknöcherung der bindegewebigen Grundlage nach Art des vorderen Abschnitts anzulegen, erscheint hier zuerst ein knorpelartiges, aus grösseren blasigen Zellen und weicher Zwischensubstanz bestehendes Gewebe, das allmählich in Knochen umgewandelt wird. Es entsteht hierdurch eine gewisse Aehnlichkeit mit der Entwicklung der primordialen Knochen. Dass dieselbe aber nur eine oberflächliche ist, ergiebt sich schon aus dem verschiedenen Bau des Kiefergelenks, auf welchen ich noch einmal in einem späteren Abschnitt zurückkommen werde.

c) Ueber die Stellung des Kopfskelets zum Rumpfskelet.

Schon in verschiedenen Abschnitten dieses Lehrbuchs, bei Besprechung der Ursegmente, des Nervensystems, besonders aber jetzt bei Besprechung des Achsenskelets wurde auf vielfache Uebereinstimmungen hingewiesen, welche zwischen Einrichtungen des Kopfes und des Rumpfes wahrgenommen werden. Bei einer kritischen Vergleichung dieser beiden Körperabschnitte erwachsen viele bedeutsame Fragen, welche seit vielen Jahrzehnten die besten Morphologen beschäftigt haben. Es möchte daher hier wohl am Platze sein, auf dieselben im Anschluss an das mitgetheilte Thatsachenmaterial noch näher einzugehen und die Stellung zu bestimmen, in welcher Kopf und Rumpf, insbesondere aber das Kopfskelet und das Rumpfskelet zu einander stehen.

Ehe ich den augenblicklichen Stand der Frage beleuchte, will ich zuvor noch einen kurzen Ueberblick über die Geschichte der Forschungen geben, welche man unter dem Namen

„der Wirbeltheorie des Schädels“

zusammengefasst hat.

Das Verhältniss, in welchem der vordere und der hintere Abschnitt des Rumpfskelets im Bauplan der Wirbelthiere zu einander stehen, wurde zum ersten Male am Anfang unseres Jahrhunderts, als sich die Schule der Naturphilosophen zu regen begann, einer tieferen, wissenschaftlichen Erörterung unterworfen. Das Problem wurde von zwei

verschiedenen Seiten, vom Naturphilosophen Oken und vom Dichter Goethe, ohne dass der eine vom anderen beeinflusst worden wäre, in sehr ähnlicher Weise zu lösen gesucht.

Nach der Oken-Goethe'schen Wirbeltheorie ist der Schädel der vorderste Theil der Wirbelsäule und aus einer kleinen Anzahl ungeänderter Wirbel zusammengesetzt. Oken unterschied ihrer drei in seinem 1807 erschienenen, „Ueber die Bedeutung der Schädelknochen" betitelten Programm, mit welchem er eine ihm in Jena übertragene Professur antrat. Er nannte sie den Ohr-, Augen- und Kiefer-Wirbel.

Wie ein Rumpfwirbel, so soll auch jeder Kopfwirbel aus mehreren Theilen, aus einem Wirbelkörper, aus zwei Bogenstücken und dem dorsal abschliessenden Dorn, zusammengesetzt sein. Am Deutlichsten glaubten Oken, Goethe und ihre zahlreichen Anhänger diese Zusammensetzung am letzten Schädelwirbel, dem Hinterhauptsbein, zu erkennen, an welchem die Basis dem Wirbelkörper, die Gelenktheile den seitlichen Bogen und die Schuppe einem Wirbeldorn verglichen wurden.

Einen zweiten Schädelwirbel erblickte man im hinteren Keilbeinkörper, welcher mit den grossen Flügeln und den beiden Scheitelbeinen zusammen einen zweiten Knochenring um das Gehirn bildet.

Einen dritten Wirbel liess man sich aus dem vorderen Keilbeinkörper, den kleinen Flügeln und dem Stirnbein aufbauen.

Von vielen Forschern wurde als ein vierter, vorderster Schädelwirbel noch das Siebbein aufgeführt. Eine Anzahl von Knochen, welche sich dem Schema nicht fügen wollten, fasste man als Bildungen eigener Art auf, brachte sie theils in Beziehung zu den Sinnesorganen als Sinnesknochen, theils verglich man sie den Rippen des Brustkorbs.

In dieser Form, welche im Einzelnen mannigfache Modificationen untergeordneter Art erfuhr, hat die Oken-Goethe'sche Wirbeltheorie des Schädels Jahrzehnte lang die Morphologie beherrscht und die Grundlage zahlreicher Untersuchungen gebildet. Sie hat anregend und befruchtend gewirkt, bis sie bei einer tieferen Einsicht in den Bau der Wirbelthiere als verfehlt und falsch hat aufgegeben werden und der Macht zahlreicher, neu entdeckter Thatsachen weichen müssen.

Denn weder die vergleichende Osteologie des Schädels noch die emporblühende, entwicklungsgeschichtliche Forschung hat in einer befriedigenden Weise zeigen können, welche Knochen als Wirbelstücke wirklich gedeutet werden können. Es tauchten hierüber die verschiedenartigsten, mehr oder minder willkürlichen Meinungen auf. Auch war eine Einigung über die Anzahl der Wirbel, die im Kopfskelet enthalten sein sollten, nicht zu erzielen. Einige Forscher nahmen ihrer sechs, andere fünf, vier oder selbst nur drei an.

Dem unerquicklichen Zustand, in welchem man ungeachtet der überall auftauchenden Widersprüche gleichwohl an der Wirbeltheorie mit Zähigkeit festhielt, hat Huxley zuerst in seinen Elementen der vergleichenden Anatomie durch sachgemässe Kritik ein Ende bereitet. Bei seinen Darlegungen ging er namentlich von einer Reihe von Thatsachen aus, welche die entwicklungsgeschichtliche Forschung an das Licht gefördert hatte. Als solche für die Schädelfrage wichtige Errungenschaften sind vor allen Dingen folgende aufzuführen:

Erstens die Entdeckung, dass sich das Kopfskelet wie die Wirbelsäule aus einem knorpeligen Zustand entwickelt, und dass das Gehirn zuerst von einem knorpeligen Primordialcranium eingeschlossen wird (Baer, Dugès, Jacobson).

Zweitens die vornehmlich durch Kölliker begründete Lehre, dass die Knochen des Kopfskelets ihrer Entwicklung nach sich in zwei Gruppen sondern, in die primordialen Knochen, welche im Primordialcranium selbst entstehen, und in die secundären oder Belegknochen, die im einhüllenden Bindegewebe ihren Ursprung nehmen.

Drittens der Einblick, welchen man durch die wichtigen Arbeiten von Rathke und Reichert in die Metamorphosen des Visceralskelets und dadurch in die Entwicklung des Kiefergaumenapparats und der Gehörknöchelchen gewann.

Durch eine Prüfung dieser verschiedenen Thatsachen ist Huxley zu dem wichtigen und durchaus berechtigten Endergebniss geführt worden, dass man in keinem einzigen Schädelknochen eine Modification eines Wirbels erblicken darf, dass der Schädel ebensowenig eine modificirte Wirbelsäule, als die Wirbelsäule ein modificirter Schädel ist; dass vielmehr beide wesentlich gesonderte und verschiedene Modificationen einer und derselben Bildung sind.

Während Huxley auf einem negativen, die Wirbeltheorie einfach ablehnenden Standpunkt stehen blieb, hat Gegenbaur die von Goethe und Oken angeregte, aber aus Unkenntniss der Thatsachen falsch beantwortete Frage nach der Stellung von Schädel und Wirbelsäule wieder zum Gegenstand tieferen, vergleichenden Studiums gemacht. Indem er richtig erkannte, dass die Aufgabe nur durch genaue Untersuchung des Primordialskelets gelöst werden könne, wählte er zum Untersuchungsobject den knorpeligen Schädel der Selachier und suchte in seinem bahnbrechenden Werk „Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere" den Nachweis zu führen, dass das Primordialcranium durch Verschmelzung aus einer Anzahl den Wirbeln gleichwerthiger Segmente entstanden sei. An Stelle der Oken-Goethe'schen Wirbeltheorie stellte er die Segmenttheorie des Schädels, wie ich die Lehre von Gegenbaur zu bezeichnen vorgeschlagen habe.

Gegenbaur geht von der richtigen Anschauung aus, dass die Segmentirung eines Körperabschnittes sich nicht nur in der Gliederung der Wirbelsäule, sondern auch noch in manchen anderen Einrichtungen zu erkennen gebe, in der Anordnungsweise der Hauptnervenstämme und in den mit dem Achsenskelet sich verbindenden, unteren Bogenbildungen. Er untersucht daher die Hirnnerven der Selachier und gelangt zu dem Schluss, dass sie mit Ausnahme des Riech- und Sehnerven, welche umgewandelte Theile des Gehirns selbst sind, sich ähnlich wie Spinalnerven nach ihrem Ursprung und ihrer peripheren Verbreitung verhalten. Ihre Anzahl bestimmt er auf neun Paar; er folgert hieraus, dass auch die Strecke des Kopfskelets, welche von den neun wie Rückenmarksnerven segmental angeordneten Hirnnerven durchsetzt wird, neun Wirbelsegmenten gleichwerthig und durch eine sehr frühzeitig stattgefundene Verschmelzung entstanden sein müsse.

Von denselben leitenden Gesichtspunkten aus betrachtet Gegenbaur das Visceralskelet der Selachier. In den Kiefer-, Zungenbein- und

Kiemenbogen erblickt er Skeletstücke, welche an der Wirbelsäule durch die Rippen vertreten werden.

Da nun zu je einem Rippenpaar je ein Wirbelsegment gehört, wird ein gleiches Verhalten auch für die Visceralbogen als ursprüngliche Einrichtung vorausgesetzt. So führt auch diese Betrachtungsweise wieder zu dem Ergebniss, dass das Primordialcranium, da zu ihm wenigstens neun Visceralbogen als untere Bogenbildungen hinzugehören, wenigstens aus neun Segmenten hervorgegangen sei.

Eine derartige Entstehung nimmt Gegenbaur nur für den hinteren, von der Chorda durchsetzten Abschnitt des Schädels an, in welchem auch allein die austretenden Nerven mit Rückenmarksnerven übereinstimmen. Er unterscheidet ihn daher als vertebralen von dem vorderen oder dem evertebralen Abschnitt, der keine Segmentirung erkennen lässt und vor dem vorderen Ende der Chorda beginnt. Er deutet den letzteren als eine Neubildung, welche sich erst später durch Vergrösserung des vertebralen Schädels nach vorn angelegt hat.

Die grossen Verschiedenheiten, welche zwischen Schädel und Wirbelsäule bestehen, erklärt Gegenbaur aus Anpassungen, theils aus der mächtigen Entfaltung des Gehirns, theils aus der Beziehung zu den am Kopf gelegenen Sinnesorganen, welche in Gruben und Höhlen des Primordialcraniums aufgenommen werden.

Seit der Zeit, wo Gegenbaur in scharfsinniger Weise seine Segmenttheorie des Schädels aufgestellt hat, ist eine tiefere Erkenntniss des Kopfskelets noch nach mehreren Richtungen, hauptsächlich durch die entwicklungsgeschichtliche Forschung, angebahnt worden.

Untersuchungen, welche ich am Hautskelet der Selachier, Ganoiden und Teleostier, sowie am Kopfskelet der Amphibien vornahm, lehrten, dass der Unterschied zwischen primordialen und Belegknochen noch ein viel grösserer ist, als man ursprünglich annahm. Denn wie aus ihrer Entwicklung hervorgeht, sind die Belegknochen ursprünglich dem Achsen- und Kopfskelet ganz fremdartige Bildungen, entstanden an der Körperoberfläche, in der Haut und Schleimhaut. Sie sind Theile eines Hautskelets, welches bei niederen Wirbelthieren als Schuppenpanzer die Körperoberfläche schützt, Theile, welche sich mit den oberflächlich gelegenen Abschnitten des inneren, primordialen Knorpelskelets in Verbindung gesetzt haben. Daher sind die Belegknochen bei niederen Wirbelthieren vielfach zahntragende Knochenplatten, welche aus Verschmelzung isolirter Zahnanlagen ihren Ursprung genommen haben, ein Verhältniss, welches sich aus vielfachen Gründen als das ursprüngliche auffassen lässt.

Eine weitere Errungenschaft von grosser Tragweite ist die Entdeckung der Ursegmente des Kopfes, welche wir Balfour, Milnes Marshall, Götte, Wijhe, Froriep verdanken.

Durch sie wurde eine wichtige Uebereinstimmung in der Entwicklung zwischen Kopf und Rumpf ermittelt. Auch in den Kopf dringen die beiden Leibessäcke hinein, auch hier zerfallen die beiden mittleren Keimblätter in Segmente, über deren Anzahl und Bedeutung allerdings die Ansichten noch aus einander gehen, wie schon früher (siehe S. 342) auseinandergesetzt wurde.

Der Kopf ist daher in ähnlicher Weise wie der Rumpf segmentirt, schon zu einer Zeit, wo von der Anlage einer Wirbelsäule oder eines Kopfskelets noch nicht die ersten Spuren vorhanden sind.

Drittens ist wichtig der Einblick in die Entwicklung der Hirnnerven (Balfour, Marshall, Wijhe etc.). Es ergab sich eine Uebereinstimmung mit der Entwicklung der Rückenmarksnerven, insofern einige Hirnnerven sich dorsalwärts aus einer Nervenleiste wie die sensiblen Rückenmarkswurzeln anlegen, andere ventralwärts aus den Hirnblasen wie vordere Wurzeln hervorwachsen.

Endlich möchte ich noch als einen Fortschritt, welcher auch für das Kopfskelet nicht ohne Belang ist, die veränderte Auffassung anführen, welche wir uns auf Grund der Entwicklungsgeschichte von der Bedeutung der Ursegmente haben bilden müssen.

Die Ursegmente sind die eigentlichen Anlagen der Körpermusculatur. Die erste Segmentirung des Wirbelthierkörpers betrifft die Leibessäcke und die aus ihnen entstehenden Muskelanlagen. Die Ursegmentbildung steht mit der Entwicklung und Gliederung der Wirbelsäule nur in einem entfernten, indirecten Zusammenhang. Nachdem schon lange Zeit Muskelsegmente bestehen, kommt es erst auf einem verhältnissmässig späten Entwicklungsstadium zur Anlage einer gegliederten Wirbelsäule. Diese aber entsteht aus einer ungegliederten, bindegewebigen Grundlage durch histologische Metamorphose in Folge des Auftretens von Verknorpelungsprocessen.

Alle hier nur kurz berührten Verhältnisse sind von weittragender Bedeutung für die Frage nach der Stellung des Kopf- und Rumpfskelets zu einander. Denn wie Gegenbaur mit Recht hervorhebt, hat sich seit der von ihm begründeten Segmenttheorie „die Wirbeltheorie des Schädels immer mehr zu einem Problem der Phylogenese des gesammten Kopfes gestaltet“.

Meine Anschauungen hierüber möchte ich noch in kurzen Zügen im Zusammenhang darlegen:

Theorie über das Verhältniss des Kopfes und seines Skelets zum Rumpfskelet.

Die Gliederung des Wirbelthierkörpers nimmt ihren Ausgang von den Wandungen der primären Leibessäcke, deren dorsaler an die Chorda und das Nervenrohr angrenzender Abschnitt durch Faltenbildung in hinter einander gelegene Säckchen, die Ursegmente, zerfällt.

Da sich aus der Wand der Ursegmente die willkürliche Musculatur entwickelt, so stellt sie das am frühzeitigsten segmentirte Organsystem der Wirbelthiere dar.

Die „Myomerie“ ist nun wohl die directe Ursache einer segmentalen Anordnung der peripheren Nervenbahnen, indem die zu einem Segment gehörenden Bewegungsnerven sich zu einer vorderen Wurzel an ihrem Austritt aus dem Rückenmark vereinigen, und ebenso die Empfindungsnerven, die von einer entsprechenden Hautstrecke herkommen, zusammen eine sensible Wurzel darstellen.

Zur Zeit, wo sich die Segmentirung der Musculatur und der peripheren Nervenbahnen schon ausgebildet hat, ist das Skelet noch ungegliedert; denn es wird nur dargestellt durch die Chorda dorsalis. Das weiche Mesenchym, welches die Chorda und das Nervenrohr einhüllt und zum Mutterboden für das später in die Erscheinung tretende, gegliederte Achsenskelet wird, ist noch eine zusammenhängende Füllmasse.

In dieser Zeit ist die Sonderung von Kopf und Rumpf schon erfolgt. Sie wird erstens dadurch herbeigeführt, dass sich am vordersten Abschnitt des Körpers die höheren Sinnesorgane anlegen, zweitens dadurch, dass sich das Nervenrohr zu den ansehnlichen Hirnblasen ausweitet, drittens dadurch, dass die Wandungen des Kopfdarms von regelmässigen Schlundspalten durchbohrt werden und so ebenfalls eine Art von Segmentirung (die Branchiomerie) erfahren.

Der sich in dieser Weise zum Kopf umwandelnde Abschnitt des Körpers ist von Anfang an gegliedert und baut sich aus Segmenten auf, deren Zahl noch strittig ist.

Die Entwicklung von Schlundspalten hat noch weitere Verschiedenheiten zwischen Kopf und Rumpf zur Folge. Der vorderste Theil der Leibeshöhle wird durch das Auftreten der Schlundspalten in mehrere, hinter einander gelegene *Kopfhöhlen* gegliedert. Indem diese ihren Hohlraum verlieren, hat sich am Kopf eine der Brust- und Bauchhöhle entsprechende Einrichtung zurückgebildet. Ferner entwickeln sich aus den Wandzellen der Kopfhöhlen ansehnliche, quergestreifte Muskelmassen zur Bewegung und Verengerung der einzelnen Abschnitte des Kiemendarms, während am Rumpf die willkürliche Musculatur nur von den Ursegmenten abstammt. Diese breiten sich am Rumpf sowohl dorsalwärts über das Nervenrohr, als auch ventral in die Brust- und Bauchwand aus, während sie am Kopf auf einen kleinen Raum beschränkt bleiben und keine reichere Entwicklung erfahren.

Nachdem so Kopf und Rumpf schon in hohem Grade verschiedenartig geworden sind, beginnt sich erst das knorpelige Achsenskelet anzulegen.

Dasselbe ist mithin eine Einrichtung von verhältnissmässig jungem Ursprung, wie sie denn auch nur dem Stamm der Wirbelthiere eigenthümlich ist und hier selbst ihrem einfachsten Vertreter, dem Amphioxus lanceolatus, noch fehlt.

Das knorpelige Achsenskelet entwickelt sich von vornherein in den beiden Hauptabschnitten des Körpers zum Theil in gleichartiger, zum Theil in ungleichartiger Weise.

Gleichartig ist die Entwicklung, insofern der Verknorpelungsprocess am Kopf und Rumpf im perichordalen Bindegewebe beginnt, sich dann von oben und unten um die Chorda erstreckt und sie einscheidet und schliesslich sich noch auf die Bindegewebsschicht fortsetzt, welche das Nervenrohr umhüllt.

Die Ungleichartigkeit dagegen spricht sich in der eintretenden oder ausbleibenden Segmentirung aus. Am Rumpf entsteht unter dem Einfluss der Musculatur eine Gliederung des knorpeligen Achsenskelets, indem feste Wirbelstücke mit bindegewebig bleibenden Zwischenwirbelbändern abwechseln. Am Kopf entwickelt sich gleich eine zusammenhängende Knorpelkapsel um die Hirnblasen. *Die Gliederung, welche sich hier in anderen Organsystemen, in dem Auftreten der Ursegmente und in der Anordnung der Hirnnerven ausprägt, hat keine Gliederung des zu ihnen gehörigen Achsenskelets zur Folge.* Bei keinem Wirbelthier ist im Laufe seiner Entwicklung eine wechselnde Folge von Knorpelstücken und von bindegewebigen Zwischenscheiben als erste Anlage des Primordialcranium beobachtet worden. Eine solche aber als ursprüng-

licheren Zustand vorauszusetzen, scheint keine Veranlassung vorzuliegen. Lassen sich doch in der geringen Entwicklung der aus den Ursegmenten des Kopfes hervorgehenden Muskeln, in der voluminösen Entfaltung des Gehirns und der Sinnesorgane Factoren erblicken, welche den Kopf schon früh zu einem minder beweglichen Abschnitt als den Rumpf gemacht haben. Damit aber kommt für den Kopf die Ursache, welche am Rumpf die Segmentirung des Achsenskelets nothwendig gemacht hat, in Wegfall.

In den letzten Jahren ist von mehreren Seiten (Rosenberg, Stöhr, Froriep) die Ansicht ausgesprochen worden, dass in einigen Wirbelthierclassen die Occipitalregion des Primordialcranium einen Zuwachs durch Verschmelzung mit Wirbelanlagen der Halsregion erfahre und so gleichsam „in stetem caudalen Vorrücken begriffen sei".

Ausser der Gliederung in Wirbel spricht sich eine Segmentirung des Achsenskelets noch in dem Auftreten von unteren Bogen aus, welche sich von vorn nach hinten in regelmässiger Folge wiederholen. Sie werden am Kopf als Schlundbogen, am Rumpf als Rippen bezeichnet.

Auch die Lage dieser Skelettheile steht in Abhängigkeit zu den ersten Segmentirungen, von welchen der Organismus der Wirbelthiere betroffen wurde. Denn die Rippen entwickeln sich zwischen den Muskelsegmenten durch Verknorpelungsprocesse in den sie trennenden Bindegewebsblättern, den Zwischenmuskelbändern; die Schlundbogen aber stehen in Abhängigkeit zu den Schlundspalten, durch welche die ventrale Kopfgegend in eine Summe auf einander folgender Segmente zerlegt worden ist.

Aus dem Bestehen von Rippen und von Schlundbogen lässt sich nicht folgern, dass die dazu gehörige Skeletachse gleichfalls segmentirt gewesen sein müsse. Sie sind nur ein Zeichen für die Segmentirung der Körperregion, zu welcher sie hinzugehören.

Dass bei den ausgebildeten Wirbelthieren die embryonal vorhandene Segmentirung des Kopfes mehr oder minder verloren geht, hängt besonders von zwei Momenten ab. Erstens entwickeln sich die Ursegmente nur wenig, liefern unbedeutende Muskeln, bilden sich zum Theil ganz zurück, zweitens wird das Visceralskelet von tief eingreifenden Metamorphosen betroffen. Namentlich bei den höheren Wirbelthieren erfährt es solche Rück- und Umbildungen, dass schliesslich nichts mehr von der ursprünglich segmentalen Anordnung seiner Theile (Kiefergaumenapparat, Gehörknöchelchen, Zungenbein) zu Tage tritt.

B. Die Entwicklung des Extremitätenskelets.

Der Besprechung des Extremitätenskelets mögen einige Worte über die Anlage der Gliedmaassen selbst vorausgehen. Die Gliedmaassen erscheinen zuerst vorn und hinten zur Seite des Rumpfes als kleine Höckerchen (Fig. 384, 171). Dass sie hier mehr der ventralen als der dorsalen Fläche des Körpers angehören, geht daraus hervor, dass sie von den ventralen Aesten der Rückenmarksnerven innervirt werden.

Ferner scheinen die Gliedmaassen zu einer grösseren Anzahl von Rumpfsegmenten zu gehören. Es lässt sich dies sowohl aus der Art der Nervenvertheilung, als auch aus der Abstammung ihrer Musculatur erschliessen. Denn

die vorderen und hinteren Gliedmaassen beziehen ihre Nerven immer von einer grösseren Anzahl von Spinalnerven. Die Muskeln aber stammen aus derselben Quelle wie die ganze Rumpfmusculatur, nämlich von den Ursegmenten ab.

Bei den Säugethieren und dem Menschen hat man die Abstammung der Musculatur noch nicht feststellen können. Denn die Gliedmaassenhöcker bestehen aus einer Masse dicht gedrängter, kleiner Zellen, von denen man nicht angeben kann, was dem Mesenchym des Körpers, der Musculatur oder den Nerven angehört. Dagegen liegen die Verhältnisse bei niederen Wirbelthieren viel günstiger.

Bei Selachiern enthalten die Flossen, welche den Gliedmaassen der höheren Wirbelthiere entsprechen, wenn sie sich als kleine Platten anlegen, schon deutlich erkennbares, embryonales Gallertgewebe, das nach

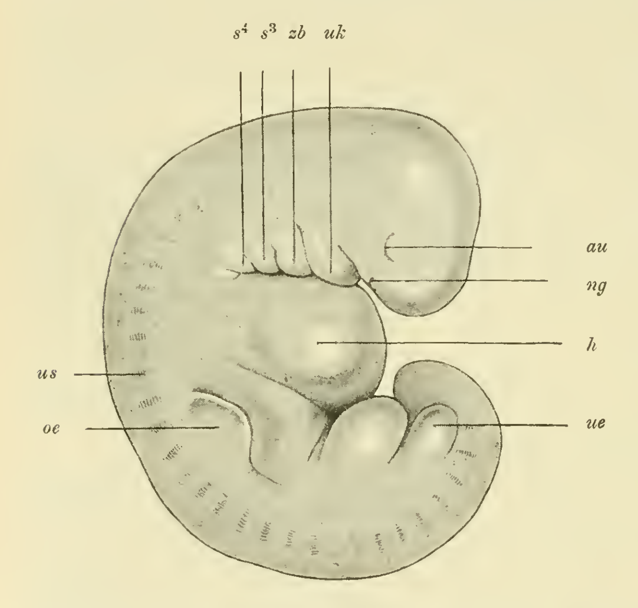


Fig. 384. **Sehr junger menschlicher Embryo aus der vierten Woche von 4 mm Nackensteisslänge, der Gebärmutter einer Selbstmörderin acht Stunden nach ihrem Tode entnommen.** Nach Rabl.

au Auge. *ng* Nasengrube. *uk* Unterkiefer. *zb* Zungeubeinbogen. s^3, s^4 dritter, vierter Schlundbogen. *h* durch die Entwicklung des Herzens verursachte Auftreibung der Rumpfwand. *us* Grenze zweier Ursegmente. *oe ue*, obere, untere Extremität.

aussen von der Epidermis überzogen wird. Wie nun durch die wichtige Entdeckung von Dohrn festgestellt ist, wachsen von einer grösseren Anzahl von Ursegmenten je zwei Knospen in das Gallertgewebe der Flosse hinein, lösen sich dann von ihrem Mutterboden ab und theilen sich in eine dorsale und eine ventrale Hälfte, die Anlage der Streck- und der Beugemusculatur. Jede Flosse enthält mithin eine Reihe hinter einander gelegener, segmental entstandener Muskelanlagen, eine Thatsache, welche noch bei manchen anderen Fragen, welche den Ursprung der Gliedmaassen betreffen, ins Gewicht fällt.

Beim Menschen nimmt die Anlage der Gliedmaassen in der fünften Woche schon eine bestimmtere Gestalt an. Der Höcker hat sich vergrössert und in zwei Stücke gegliedert, von denen das distale zu Hand und Fuss wird. Auch beginnt an der vorderen Extremität bereits die Hand an ihrem vorderen Rand Einkerbungen zu erhalten, durch welche sich die ersten Rudimente der Finger markiren. In der sechsten Woche sind die drei Hauptabschnitte der Gliedmaassen zu erkennen, indem

sich noch das proximale Stück durch eine Querfurche in Ober- und Unterarm, Ober- und Unterschenkel gesondert hat. Auch sind jetzt am Fuss die Zehen durch Einschnürungen, aber weniger deutlich wie an der Hand angedeutet.

In der siebenten Woche bemerkt man an den Spitzen der Finger krallenartige, aus Epidermiszellen bestehende Ansätze, die Urnägel. „An der Hand fällt auf diesem Stadium," wie Hensen bemerkt, „die Aehnlichkeit mit der von der Sohle aus betrachteten Vorderextremität eines Carnivoren auf; die Polster sind bei zehenartiger Kürze und Dicke der Finger stark entwickelt."

Bei ihrer Vergrösserung legen sich die Gliedmaassen der Bauchfläche des Embryo an und sind dabei schräg von vorn nach hinten gerichtet, und zwar die vorderen Gliedmaassen mehr als die hinteren. Bei beiden liegt ursprünglich die spätere Streckseite dorsal, die Beugeseite ventral. Sowohl der radiale wie der tibiale Rand mit dem Daumen und der grossen Zehe sind kopfwärts und der fünfte Finger und die fünfte Zehe sind schwanzwärts gewandt.

Hieraus, sowie aus der Annahme, dass die Gliedmaassen mehreren Rumpfsegmenten angehören, erklären sich einige Verhältnisse in der Vertheilung der Nerven der oberen Extremität. Es wird nämlich am Arm „die radiale Seite von Nerven versorgt (Axillaris, Musculocutaneus), deren Fasern auf den fünften bis siebenten Cervicalnerven zurückzuführen sind. An der ulnaren Seite finden wir dagegen Nerven (Nervus cutaneus medialis, medius und ulnaris), deren Entstehung aus dem unteren, secundären Stamme des Plexus ihre Abstammung aus dem achten Hals- und ersten Dorsalnerven unschwer erkennen lässt." (Schwalbe.)

Im weiteren Fortgang der Entwicklung verändern die beiden Gliedmaasen ihre Ausgangsstellung und zwar die vordere in höherem Grade als die hintere, indem sie sich um ihre Längsachse in entgegengesetzter Richtung drehen. Auf diese Weise kommt am Oberarm die Streckseite nach hinten, am Oberschenkel nach vorn zu liegen, Radius und Daumen sind jetzt lateralwärts, Tibia und grosse Zehe medianwärts gelagert. Diese Lageveränderungen durch Drehung sind bei Bestimmung der Homologieen von vorderer und hinterer Extremität naturgemäss in Rechnung zu bringen, so dass Radius und Tibia, Ulna und Fibula einander entsprechen.

In der ursprünglich gleichmässigen Zellenmasse setzen sich allmählich Skelet- und Muskelanlagen schärfer von einander ab, indem die Zellen einen bestimmteren, histologischen Charakter gewinnen. Hierbei ist folgende Erscheinung zu beobachten:

Die Theile des Extremitätenskelets werden nicht alle gleichzeitig angelegt, sondern halten eine bestimmte Reihenfolge ein, etwa in der Weise, wie bei der Entwicklung des Achsenskelets der Gliederungsprocess vorn beginnt und nach rückwärts fortschreitet. So bilden sich an den Gliedmaassen die proximal, d. h. dem Rumpfe näher gelegenen Skeletstücke früher aus, als die distal oder entfernter gelegenen.

Am Auffälligsten tritt dies an den Fingern und Zehen hervor. Während die erste Phalanx sich schon vom umgebenden Gewebe bei Embryonen der fünften und sechsten Woche abgesetzt hat, ist die zweite und dritte noch nicht zu erkennen; das Ende der Finger- und Zehenanlagen wird noch von einer kleinzelligen, in Wucherung begriffenen

Masse dargestellt. In dieser sondert sich hierauf die zweite, zuletzt die dritte Phalanx.

Ferner eilen die vorderen Gliedmaassen den hinteren in ihrer Ausbildung etwas voraus.

Bei der Entstehung des Extremitätenskelets sind ebenfalls wie bei der Wirbelsäule und dem Schädel drei verschiedene Stadien zu unterscheiden, ein Stadium der häutigen, der knorpeligen und der knöchernen Anlage.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen wende ich mich zur genaueren Darstellung des Schulter- und Beckengürtels, alsdann des Skelets der über die Rumpfoberfläche hervorstehenden, freien Gliedmaassen und der Gelenkbildung.

a) Schulter- und Beckengürtel.

Die Extremitätengürtel bestehen bei ihrer Anlage aus je einem Paar von gebogenen Knorpelstücken, die unter der Haut in die Rumpfmuskeln eingebettet sind und etwa in ihrer Mitte eine Gelenkfläche zur Aufnahme des Skelets der freien Extremität tragen. Hierdurch zerfällt jeder Knorpel in eine dorsale, der Wirbelsäule genäherte und in eine ventrale Hälfte. Die erstere ist bei den Säugethieren und dem Menschen zu einem breiten, schaufelförmigen Stück umgestaltet, die ventrale Hälfte dagegen, welche entweder nahe oder bis zur Medianebene heranreicht, ist in zwei aus einander weichende Fortsätze, einen vorderen und einen hinteren, gesondert Die so unterscheidbaren Knorpelstücke verknöchern von besonderen Knochenkernen aus und gewinnen hierdurch noch einen höheren Grad von Selbständigkeit.

Das Schulterblatt des Menschen ist Anfangs ein Knorpel von ähnlicher Gestalt wie beim Erwachsenen, nur dass die Basis scapulae weniger entwickelt ist. Im dritten Monat beginnt die Verknöcherung vom Collum scapulae aus. Doch bleiben lange Zeit die Ränder, die Schultergräte und das Acromion knorpelig, was sie zum Theil auch noch beim Neugeborenen sind. In ihnen entstehen hier und da noch accessorische Kerne im Kindesalter.

Vom Gelenktheil des Schulterblattes geht ventralwärts ein knorpeliger Fortsatz aus, der beim Menschen kurz, bei anderen Wirbelthieren aber von beträchtlicher Grösse ist und dann bis zum Brustbein heranreicht. Er entspricht der hinteren der oben erwähnten Spangen, in welche sich der ventrale Theil des Knorpelbogens gesondert hat, und ist als Pars coracoidea in der vergleichenden Anatomie bekannt. Beim Menschen ist er nur kümmerlich entwickelt. Seine grössere Selbständigkeit giebt sich aber noch darin zu erkennen, dass er im ersten Lebensjahre einen eigenen Knochenkern erhält. Aus diesem entsteht allmählich ein Knochenstückchen (Os coracoideum), welches bis zum 17. Jahre durch einen Knorpelstreifen mit dem Schulterblatt verbunden ist und sich daher ablösen lässt. Später vereinigt es sich mit ihm durch Knochenmasse und stellt den Rabenschnabelfortsatz dar. Noch später erfolgt die Verschmelzung der oben erwähnten Nebenkerne, welchen eine grössere, morphologische Bedeutung nicht beizulegen ist.

Ueber die Stellung, welche das Schlüsselbein am Schultergürtel einnimmt, gehen die Ansichten nach zwei Richtungen aus einander.

Nach Götte und Hoffmann etc. gehört es zu den primordialen, knorpelig vorgebildeten Skelettheilen und entspricht der vorderen ventralen Spange, welche die Urform des Schultergürtels besessen hat. Nach Gegenbaur ist es ein Belegknochen, der mit dem knorpeligen Skelet in ähnlicher Weise, wie am Schädel die Belegknochen mit dem Primordialcranium, in Verbindung getreten ist.

Zu dieser verschiedenen Auffassung hat die eigenthümliche Entwicklungsweise des Schlüsselbeins die Veranlassung gegeben. Es ist der erste Knochen, der beim Menschen und zwar schon in der siebenten Woche gebildet wird. Wie Gegenbaur zuerst gefunden hat, entwickelt sich das erste Knochenstück aus einem völlig indifferenten Gewebe. Dann setzen sich an beiden Enden Knorpelmassen an, die weicher und mit weniger Zwischensubstanz versehen sind als die gewöhnlichen embryonalen Knorpel. Sie dienen, wie bei den anderen knorpelig vorgebildeten Knochen, dem Längenwachsthum des Schlüsselbeins nach beiden Enden hin. Auch entwickelt sich im sternalen Ende, wie Kölliker erwähnt, eine Art Epiphysenkern zwischen dem 15. bis 20. Lebensjahre und verschmilzt bis zum 25. Jahre mit dem Hauptstück.

Der Beckengürtel lässt auch beim Menschen und bei den Säugethieren die ursprünglichen Verhältnisse noch am getreuesten erkennen. Er besteht in seiner ersten Anlage aus einem linken und einem rechten Hüftbeinknorpel, die ventralwärts in der Symphyse durch Bindegewebe vereinigt werden und in ihrer Mitte die Gelenkpfanne tragen. Jeder Hüftbeinknorpel lässt einen dorsal von der Pfanne gelegenen, verbreiterten Theil, welcher sich mit dem Sacralabschnitt der Wirbelsäule verbindet, den Darmbeinknorpel, unterscheiden, sowie zwei ventrale in der Symphyse zusammenstossende Knorpelspangen, Scham- und Sitzbein, welche das Hüftbeinloch (Foramen obturatorium) umschliessen.

Vom Schambeinknorpel berichtet Rosenberg, dass er zuerst selbständig angelegt werde, aber sehr bald mit den anderen Knorpeln in der Pfanne verschmelze.

Die Verknöcherung beginnt am Ende des dritten Monats von drei Stellen aus, und so bildet sich ein knöchernes Darm-, Scham- und Sitzbein auf Kosten des Knorpels, der aber noch zur Zeit der Geburt in ansehnlichen Resten vorhanden ist. Denn noch ist knorpelig der ganze Darmbeinkamm, der Rand und Grund der Pfanne, die ganze Strecke vom Sitzbeinhöcker zum Schambeinhöcker.

Nach der Geburt schreitet das Wachsthum der drei Knochenstücke nach der Pfanne vor, wo sie unter einander zusammentreffen, aber noch bis zur Pubertät durch Knorpelstreifen, welche eine dreistrahlige Figur zusammen bilden, getrennt bleiben. Im achten Lebensjahre etwa verschmelzen Scham- und Sitzbein mit ihrem ab- und aufsteigenden Ast unter einander, so dass jetzt jedes Hülftbein aus zwei durch Knorpelgewebe in der Pfanne vereinigten Stücken, dem Darmbein und einem Schamsitzbein, besteht. Diese vereinigen sich zu einem Stück erst zur Zeit der Pubertät.

Wie am Schulter- kommen auch am Beckengürtel Nebenkerne vor, von denen einer, der zuweilen im Knorpel der Pfanne auftritt, der wichtigste ist und als Os acetabuli beschrieben wird. Andere entstehen im knorpeligen Darmbeinkamm und in den Spinae und Tubercula und im Tuber ischii. Sie gesellen sich zum Hauptknochen erst am Ende der Wachsthumsperiode hinzu.

b) Skelet der freien Extremität.

Alle Skelettheile von Hand, Ober- und Unterarm, ebenso von Fuss, Ober- und Unterschenkel sind ursprünglich solide, hyaline Knorpelstücke, welche im Grossen und Ganzen ziemlich frühzeitig die äusseren Formen der später an ihre Stelle tretenden Knochen gewinnen. Gegen ihre Umgebung sind sie durch eine besondere faserige Bindegewebsschicht, die Knorpeloberhaut oder das Perichondrium, abgegrenzt.

Vom Anfang des dritten Monats beginnt an den grösseren Skeletstücken der Verknöcherungsprocess, bei welchem in ähnlicher Weise wie an der Wirbelsäule das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird. Hierbei treten mehrere, allgemein gesetzmässige Erscheinungen hervor, auf welche ich noch näher eingehen will, ohne indessen dabei die complicirten, histologischen Vorgänge zu berücksichtigen, über welche Lehrbücher der Gewebelehre Auskunft geben.

Der Verknöcherungsprocess gestaltet sich äusserlich etwas verschieden, je nachdem die Knorpel klein und in den verschiedenen Dimensionen mehr gleichmässig entwickelt sind, wie an der Hand- und der Fusswurzel, oder sich mehr in die Länge gestreckt haben.

Im ersten Fall ist der Hergang ein einfacherer. Von der Knorpeloberhaut her wachsen bindegewebige, zellenreiche Fortsätze mit Gefässen in den Knorpel hinein, lösen die Grundsubstanz auf und vereinigen sich in dem Centrum unter einander. Es entsteht ein Netzwerk von Markräumen, in deren Umgebung es zu einer Ablagerung von Kalksalzen (einer provisorischen Verkalkung) kommt. Die Markräume dehnen sich mehr und mehr durch Zerstörung von Knorpelsubstanz aus. Dann werden von den oberflächlich gelegenen Markzellen Knochenlamellen, die sich nach und nach verdicken, abgeschieden. Der so entstandene Knochenkern vergrössert sich langsam, bis schliesslich der Knorpel fast ganz verdrängt und von ihm nur noch eine dünne Schicht als Ueberzug an der Oberfläche übrig geblieben ist.

Die Verknöcherung der Hand- und Fusswurzelknochen ist somit eine rein enchondrale und geht gewöhnlich von einem, zuweilen auch von zwei Knochenkernen aus. Sie beginnt erst sehr spät, in den ersten Jahren nach der Geburt. Eine Ausnahme machen nur am Fuss der Calcaneus und Talus, welche im 6. und 7. Monat einen Knochenkern erhalten, und das Cuboid, das kurz vor der Geburt zu ossificiren beginnt. Bei den übrigen findet die Verknöcherung nach der Geburt, wie Kölliker angiebt, in folgender Reihenfolge statt.

I. An der Hand. 1) Capitatum und Hamatum (1. Jahr). 2) Triquetrum (3. Jahr). 3) Multangulum majus und Lunatum (5. Jahr). 4) Naviculare und Multangulum minus (6.–8. Jahr). 5) Pisiforme (12. Jahr).

II. Am Fuss. 1) Naviculare (1. Jahr). 2) Cuneiforme I und II (3. Jahr). 3) Cuneiforme III (4. Jahr).

Ueber die knorpelige Anlage eines besonderen Centrale carpi, welches sich als getrenntes Handwurzelelement später gewöhnlich nicht erhält (Rosenberg), sowie über ein besonderes Intermedium tarsi oder Trigonum (Bardeleben) vergleiche man die Lehrbücher der vergleichenden Anatomie.

In einer complicirteren Weise vollzieht sich der Verknöcherungsprocess an den langen Knorpeln, an denen er auch viel früher, meist

schon vom dritten embryonalen Monat an beginnt. Der Hergang ist ein ziemlich typischer.

Zuerst findet eine perichondrale Verknöcherung in der Mitte der einzelnen Knorpel des Humerus und des Femur, der Tibia und der Fibula, des Radius und der Ulna statt. Von der Knorpeloberhaut wird anstatt knorpeliger Grundsubstanz Knochengewebe auf den bereits vorhandenen Knorpel aufgelagert, so dass er in seiner Mitte von einem immer dicker werdenden Knochencylinder eingescheidet wird.

Das Weiterwachsthum des so aus zwei Geweben zusammengesetzten Skeletstücks geht in einer doppelten Weise vor sich, erstens durch Wucherung des Knorpels und zweitens durch Vermehrung der Knochensubstanz.

Das Knorpelgewebe vermehrt sich an den beiden Enden des Skeletstücks und trägt zu seiner Verlängerung und Verdickung bei. In der Mitte dagegen, wo es von einem Knochencylinder eingehüllt ist, bleibt es im Wachsthum stehen. Hier findet fortwährend eine Auflagerung neuer Knochenlamellen auf die bereits gebildeten von der ursprünglichen Knorpeloberhaut oder, wie man jetzt richtiger sagt, von der Knochenoberhaut aus statt. Hierbei dehnen sich die später abgelagerten Lamellen immer weiter nach den beiden Enden des Skeletstücks aus; es werden immer neue Knorpelbezirke vom Knochen eingescheidet und in ihrem Wachsthum gehemmt.

Die periostale Knochenscheide aber nimmt in Folge dessen die Form zweier mit ihren Spitzen verbundener Trichter an.

Der den Trichter ausfüllende Knorpel erfährt frühzeitig eine allmähliche Um- und Rückbildung. Von der knöchernen Scheide aus wachsen Bindegewebszüge mit Blutgefässen in ihn hinein, lösen die Grundsubstanz auf und erzeugen grössere und kleinere Markräume. Indem dann an der Oberfläche derselben auch Knochengewebe auf die stehen gebliebenen Knorpelreste ausgeschieden wird, entwickelt sich eine spongiöse, knöcherne Substanz, welche die trichterförmigen Höhlen des periostal entstandenen, compacten Knochenmantels ausfüllt. Der spongiöse Knochen ist übrigens nur eine vergängliche Bildung. Nach und nach wird er von der Mitte des Skeletstücks aus wieder aufgelöst, wobei an seine Stelle weiches, mit Blutgefässen reichlich versehenes Mark tritt. Auf diese Weise entsteht in der ursprünglich ganz compacten Knorpelanlage die grosse Markhöhle der Röhrenknochen.

Während dieser Vorgänge bleiben die beiden Enden immer noch knorpelig und dienen noch lange Zeit durch ihre Wucherung zum Längenwachsthum des Skeletstücks. Sie werden als die beiden Epiphysen bezeichnet, im Gegensatz zu dem zuerst verknöchernden Mittelstück, welches den Namen der Diaphyse erhalten hat. Letztere vergrössert sich auf Kosten des Epiphysenknorpels, indem sich der enchondrale Verknöcherungsprocess mit einer sich deutlich markirenden Verknöcherungslinie nach beiden Enden fortsetzt.

Eine neue Complication tritt in der Entwicklung der Röhrenknochen entweder kurze Zeit vor der Geburt oder in den ersten Lebensjahren ein. Es bilden sich dann nämlich in der Mitte jeder Epiphyse besondere Verknöcherungscentren, die sogenannten Epiphysenkerne aus, indem in der schon früher beschriebenen Weise blutgefässführende Canäle durch Auflösung der Knorpelsubstanz entstehen und sich zu grösseren Markräumen verbinden, an deren Oberfläche dann Knochengewebe ausgeschieden wird.

Durch langsam fortschreitende, auf Jahre sich erstreckende Vergrösserung der Knochenkerne wird der Epiphysenknorpel nach und nach in eine spongiöse Knochenscheibe umgewandelt und schliesslich bis auf geringe Reste zerstört. Einmal erhält sich eine nur wenige Millimeter dicke Schicht als Ueberzug an der freien Oberfläche und stellt den „Gelenkknorpel“ dar. Zweitens bleibt eine dünne Knorpelschicht lange Zeit zwischen dem zuerst entstandenen, knöchernen Mittelstück und den knöchernen, scheibenförmigen Epiphysen bestehen und dient dem Längenwachsthum des Skeletstücks. Der Knorpel nämlich vermehrt sich durch Wucherung seiner Zellen in energischer Weise und wird in demselben Maasse immer wieder neu ersetzt, wie er an seinen beiden Endflächen durch enchondrale Verknöcherung aufgelöst wird; denn auf seine Kosten wächst sowohl die knöcherne Epiphyse als auch, und zwar in viel bedeutenderem Maasse, die sich rascher vergrössernde Diaphyse.

So kommt es, dass man Röhrenknochen, deren Wachsthum noch nicht abgeschlossen ist, in drei Knochenstücke zerlegen kann, wenn man die organischen Theile durch Fäulniss entfernt. Eine Verschmelzung zu einem einzigen Knochenstück erfolgt erst, wenn zur Zeit der Geschlechtsreife das Längenwachsthum des Körpers beendet ist. Dann werden die dünnen Knorpellamellen zwischen der Diaphyse und ihren beiden Epiphysen zerstört und noch in Knochensubstanz umgewandelt. Von dieser Zeit an ist eine weitere Vergrösserung des Knochens in der Länge nicht mehr möglich.

Ausser den drei eben beschriebenen, typischen und hauptsächlichen Centren, von denen die Verknöcherung der knorpeligen Anlage eines Röhrenknochens ausgeht, legen sich in vielen Fällen noch kleinere Verknöcherungscentren von einer mehr untergeordneten Bedeutung an, welche man als accessorische Knochenkerne oder als Nebenkerne bezeichnet. Sie entstehen immer erst in späteren Jahren, wenn die Epiphysen weit entwickelt und zuweilen schon mit der Diaphyse in Verschmelzung begriffen sind. Sie treten dann an solchen Stellen auf, an denen die knorpelige Anlage Höcker und Vorsprünge besitzt, wie in den Tubercula des Oberarms, in den Trochanteren des Femur, den Epicondyli u. s. w. Sie dienen zur Umwandlung derselben in Knochenmassen und verschmelzen gewöhnlich am spätesten mit dem Hauptknochen.

Nach dieser allgemeinen Darstellung lasse ich noch einige besondere Angaben über das Auftreten und die Zahl der wichtigeren Knochenkerne in den Anlagen der einzelnen Röhrenknochen folgen, worüber die ausführlichen Untersuchungen von Schwegel vorliegen.

1) Das Oberarmbein verknöchert in der Diaphyse in der achten Woche. Epiphysenkerne bilden sich erst nach der Geburt am Ende des ersten oder am Anfang des zweiten Lebensjahres. Im zweiten Jahre treten Nebenkerne im Tuberculum majus und minus, vom fünften an in den Epicondylen auf.

2) Radius und Ulna verknöchern in der Diaphyse ebenfalls von der achten Woche an. Epiphysenkerne erscheinen erst vom zweiten bis fünften Lebensjahr an. Nebenkerne werden ziemlich spät in den Griffelfortsätzen beobachtet.

3) Die Metacarpalia verknöchern von der neunten Woche an, doch so, dass nur eine knorpelige Epiphyse und zwar (mit Ausnahme des Meta-

carpale des Daumens) am distalen Ende entsteht. Diese erhält im dritten Lebensjahre einen eigenen Knochenkern.

4) Die Verknöcherung in den Phalangen beginnt zu derselben Zeit wie in den Metacarpalia.

5) Das Oberschenkelbein verknöchert von der siebenten Woche an. Geringe Zeit vor der Geburt legt sich in der distalen Epiphyse ein Knochenkern an, welcher mit zu den Zeichen, dass ein Kind ausgetragen ist, gehört und daher für forensische Zwecke eine gewisse Bedeutung besitzt. Nach der Geburt tritt bald ein Epiphysenkern im Kopf des Femur auf. Nebenkerne bilden sich im fünften Lebensjahre im Trochanter maior, im dreizehnten bis vierzehnten im Trochanter minor.

6) Tibia und Fibula erhalten ihre Epiphysenkerne nach der Geburt zuerst am proximalen, dann am distalen Ende im ersten und dritten Lebensjahre, und zwar so, dass die Verknöcherungen in der Fibula etwa um ein Jahr später als in der Tibia erfolgen. Gegenbaur sieht hierin eine Unterordnung der functionellen Bedeutung der Fibula im Vergleiche zur Tibia ausgedrückt.

7) Die Kniescheibe verknöchert vom dritten Jahre an.

8) Für die Metatarsalia und die Zehenphalangen gilt im Allgemeinen das für die entsprechenden Theile der Hand Gesagte.

c) Entwicklung der Gelenke.

Da sich die einzelnen Knorpelstücke des Körpers in den Bindegewebsschichten durch histologische Metamorphose anlegen, so werden sie ursprünglich unter einander durch Reste des Muttergewebes verbunden. Dieses nimmt gewöhnlich eine mehr derbfaserige Beschaffenheit an und gestaltet sich so zu einem besonderen Bande.

Eine derartige Vereinigung der einzelnen Skelettheile ist bei niederen Wirbelthieren, wie bei den Haien, die vorherrschende. Bei den höheren Wirbelthieren und dem Menschen erhält sie sich nur an manchen Orten, wie an der Wirbelsäule, in welcher die einzelnen Wirbelkörper durch bindegewebige Zwischenscheiben zusammenhängen. An solchen Stellen dagegen, an welchen die auf einander stossenden Skelettheile einen höheren Grad von Beweglichkeit zu einander gewinnen, tritt an Stelle der einfacheren, bindegewebigen Vereinigung die complicirtere Gelenkverbindung.

Bei der Entwicklung der Gelenke sind folgende allgemeine Erscheinungen zu beobachten:

Junge Knorpelanlagen, wie z. B. vom Ober- und Unterschenkel, sind auf frühen Stadien an den Stellen, wo sich später die Gelenkhöhle ausbildet, durch ein sehr zellenreiches Zwischengewebe getrennt (Zwischenscheibe von Henke und Reiher). Das Zwischengewebe verliert später an Ausdehnung, indem auf seine Kosten die Knorpel an ihren Enden wachsen. In vielen Fällen schwindet es vollständig, so dass dann die Endflächen der betreffenden Skelettheile sich unmittelbar eine Strecke weit berühren.

Jetzt hat sich auch schon die specifische Krümmung der Gelenkflächen mehr oder minder gut ausgebildet. Es ist dies zu einer Zeit geschehen, wo eine Gelenkhöhle noch nicht vorhanden ist, und wo auch Bewegungen der Skelettheile nicht ausgeführt werden können, da die Muskeln nicht functionsfähig sind.

Hieraus folgt, dass während des embryonalen Lebens die Gelenkflächen ihre specifische Form nicht unter dem Einfluss der Muskelthätigkeit gewinnen können, und dass sie sich nicht gleichsam durch Abschleifung und Anpassung an einander in Folge bestimmter wiederkehrender Verschiebungen auf einfach mechanischem Wege bilden, wie von manchen Seiten angenommen worden ist. Die frühzeitig eintretende typische Gestaltung der Gelenke erscheint daher als eine ererbte. (Bernays.) Nur für Veränderungen auf späteren Stadien kann die Muskelthätigkeit in Frage kommen, und wird sie auf die weitere Ausbildung und Formung der Gelenkflächen nicht ohne Einfluss sein.

Wenn nach Schwund des Zwischengewebes die Endflächen der sich entwickelnden Knorpel in unmittelbare Berührung kommen, tritt zwischen ihnen ein schmaler Spalt auf als erste Anlage der Gelenkhöhle. Er wird unmittelbar vom hyalinen Gelenkknorpel begrenzt, der in seinem Bereich keine besondere Knorpeloberhaut besitzt. Gegen das umgebende Bindegewebe findet hierauf allmählich eine schärfere Abgrenzung der Gelenkhöhle statt, indem sich von einem Knorpel zum anderen eine festere Bindegewebsschicht entwickelt und zum Kapselband wird und andere Faserzüge sich zu einzelnen straffen Gelenkbändern formen.

Etwas abweichend gestaltet sich der Entwicklungsprocess, wenn die Gelenkflächen nicht auf einander passen. In diesen Fällen können sich die Enden der Knorpel nicht in der oben beschriebenen Weise unmittelbar berühren; sie bleiben jetzt durch mehr oder minder bedeutende Reste des zellenreichen Zwischengewebes getrennt, welches alsdann immer mehr eine derbfaserige Beschaffenheit annimmt.

Wenn das Zwischengewebe in ganzer Ausdehnung erhalten bleibt, entsteht eine faserknorpelige Zwischengelenkscheibe (Zwischenknorpel), welche sich als ein elastisches Polster zwischen die Skeletstücke hineinschiebt. Hier bildet sich je eine Gelenkspalte zwischen der Bandscheibe und den beiden Endflächen der Gelenkknorpel aus, oder mit anderen Worten, es entwickelt sich eine Gelenkhöhle, welche durch eine Zwischenscheibe in zwei Räume getrennt ist.

Endlich kommt noch eine besondere Modification der Gelenke zu Stande, wenn sich die Knorpel theilweise berühren, theilweise durch Zwischengewebe getrennt bleiben. In diesem Falle erscheint an der Berührungsstelle eine einfache Gelenkspalte; seitwärts aber vergrössert sich dieselbe dadurch, dass sich die nicht congruenten Theile der Knorpelflächen von dem sie trennenden Zwischengewebe abspalten. So entsteht zwar eine einheitliche Gelenkhöhle, doch schieben sich in sie von der Gelenkkapsel her die Umbildungsproducte des Zwischengewebes hinein und stellen die sogenannten halbmondförmigen Faserknorpel oder Menisci, wie am Kniegelenk, dar.

Wie schon früher bei der Entwicklung der Extremitätenknochen beschrieben wurde, erhält sich ein ausserordentlich geringer Rest der Knorpelanlage auch nach Abschluss des Verknöcherungsprocesses und bildet einen nur wenige Millimeter dicken Knorpelüberzug an den Gelenkflächen. Einen solchen besitzen die Gelenkenden aller Knochen, welche sich aus einer knorpeligen Anlage entwickeln.

Anders liegen die Verhältnisse, wenn Knochen, die im Bindegewebe direct entstanden sind, wie die Belegknochen, in eine wirkliche Gelenkverbindung mit einander treten. Einen derartigen Fall bietet uns bei den Säugethieren das Kiefergelenk dar. An ihm wird der Gelenkfortsatz

des Unterkiefers, sowie die Gelenkgrube an der Schuppe des Schläfenbeins von einer dünnen, nicht verknöcherten Gewebsschicht überzogen. Sie sieht bei flüchtigem Anblick wie Knorpel aus und wird auch gewöhnlich als solcher beschrieben. Bei mikroskopischer Untersuchung aber zeigt sich, dass sie sich nur aus Lagen von Bindegewebsfasern zusammensetzt.

Wie es knorpelig und bindegewebig präformirte Knochen giebt, so hat man auch zu unterscheiden zwischen Gelenken mit einem Ueberzug von hyalinem Knorpel und Gelenken mit einem Ueberzug von faseriger Bindesubstanz.

Zusammenfassung.

A. Die Wirbelsäule.

1) Die Wirbelsäule durchläuft während der Entwicklung mehrere niedere und höhere Formzustände, von denen die niederen in den unteren Wirbelthierclassen dauernd bestehen bleiben, während sie bei den höheren Wirbelthierclassen nur am Anfang der Entwicklung auftreten und dann verdrängt werden.

2) Man unterscheidet drei verschiedene Entwicklungsstufen des Achsenskelets:
   1) die Chorda dorsalis (Rückensaite),
   2) die knorpelige und
   3) die knöcherne Wirbelsäule.

3) Die Chorda entwickelt sich aus einem unterhalb des Nervenrohrs gelegenen Zellenstreifen des inneren Keimblatts (Chordaentoblast, Chordaanlage) und trennt sich von ihm durch Abschnürung (Chordafalten).

4) Die Chorda bildet einen aus blasigen Zellen zusammengesetzten und von einer festen Scheide nach aussen abgegrenzten Stab, der zugespitzt unterhalb des Mittelhirnbläschens (in der Gegend des späteren Türkensattels der Schädelbasis) beginnt und bis zum Urmund (Primitivrinne) reicht.

5) Als bleibende Skeletanlage erhält sich die Chorda bei Amphioxus und den Cyclostomen.

6) Eine knorpelige Wirbelsäule findet sich bei den Selachiern und einigen Ganoiden, während sie bei den übrigen Wirbelthieren mehr oder minder als Vorläufer der knöchernen Wirbelsäule während der Entwicklung erscheint.

7) Die knorpelige Wirbelsäule entwickelt sich durch histologische Metamorphose aus embryonalem Bindegewebe, welches theils als skeletbildende (skeletogene) Chordascheide die Chorda einschliesst, theils auch um das Nervenrohr eine dünne, zusammenhängende Hülle (häutige Wirbelbogen) herstellt.

8) Der Verknorpelungsprocess beginnt zu beiden Seiten der Chorda, setzt sich dann nach oben und unten um sie fort und bildet um sie einen Knorpelring, den Wirbelkörper; von ihm aus schreitet der Verknorpelungsprocess in der häutigen Hülle des Nervenrohrs dorsalwärts

fort, liefert die Wirbelbogen und findet mit der Entstehung des Wirbeldorns seinen Abschluss.

9) Erst mit dem Eintritt von Verknorpelungsprocessen in der unsegmentirten, bindegewebigen, skeletbildenden Chordascheide erfährt das Achsenskelet eine Gliederung in einzelne, hinter einander gelegene, gleichartige Wirbelabschnitte dadurch, dass Reste des Muttergewebes nicht verknorpeln und zwischen den Wirbelkörpern zu den Zwischenwirbelscheiben, zwischen den Bogen zu den Ligamenta intercruralia etc. werden.

10) Die Segmentirung der Wirbelsäule ist in Abhängigkeit von der Segmentirung der Musculatur entstanden in der Weise, dass Skelet- und Muskelsegmente mit einander alterniren und dass die neben dem Achsenskelet gelegenen Längsmuskelfasern sich mit ihrem vorderen und hinteren Ende an zwei Wirbel ansetzen und sie gegen einander zu bewegen im Stande sind.

11) Die von den knorpeligen Wirbelkörpern eingeschlossene Chorda wird mehr oder minder in ihrem Wachsthum gehemmt und bei den einzelnen Classen der Wirbelthiere in verschiedener Weise zurückgebildet: bei den Säugethieren verkümmert ihr im Wirbelkörper gelegener Abschnitt vollständig, während intervertebral sich ein Rest erhält und zum Gallertkern der Zwischenwirbelscheibe wird.

12) Die knorpelige Wirbelsäule wandelt sich bei den meisten Wirbelthierclassen in eine knöcherne um dadurch, dass von verschiedenen Stellen aus das Knorpelgewebe zerstört und durch Knochengewebe ersetzt wird. (Bildung von Knochenkernen.)

13) Jede knorpelige Wirbelanlage verknöchert bei den Säugethieren und beim Menschen von drei Kernen aus, von einem Kern in dem Körper und von je einem in den beiden Bogen, wozu später noch einige accessorische Knochenkerne hinzukommen.

14) Zu jedem Wirbelsegment gesellt sich ein Paar Rippen hinzu, welche durch den Verknorpelungsprocess in den die Muskelsegmente trennenden Bindegewebsblättern (den Ligamenta intermuscularia) ihren Ursprung nehmen.

15) Beim Menschen bilden sich die verschiedenen Abschnitte der Wirbelsäule durch Metamorphose der Wirbel- und Rippenanlagen.

1) Die Brustwirbelsäule wird dadurch gekennzeichnet, dass die Rippen zu voller Ausbildung gelangen, zum Theil mit ihren ventralen Enden sich verbreitern und zu den beiden Sternalleisten vereinigen, aus deren Verschmelzung das unpaare Brustbein hervorgeht. (Fissura sterni, eine Hemmungsbildung.)

2) An der Hals- und Lendenwirbelsäule bleiben die Rippenanlagen klein und verschmelzen mit Auswüchsen der Wirbel, mit den Querfortsätzen, zu den Seitenfortsätzen. Hierbei erhält sich am Hals zwischen dem Querfortsatz und dem Rippenrudiment das Foramen transversarium für die Vertebralarterie.

3) Atlas und Epistropheus nehmen eine besondere Gestalt dadurch an, dass sich der Körper des Atlas von seiner Bogenanlage getrennt erhält, dagegen sich mit dem Körper des Epistropheus vereinigt und seinen Zahnfortsatz darstellt. (Besonderer Knochenkern im Zahnfortsatz.)

4) Das Kreuzbein geht aus der Verschmelzung von fünf

Wirbeln und von den zu ihnen gehörigen Sacralrippen hervor. Letztere erzeugen durch ihre Verschmelzung die sogenannten Massae laterales, welche die Gelenkflächen für die Darmbeine tragen.

B. Das Kopfskelet.

16) Der Schädel durchläuft wie die Wirbelsäule drei Formzustände, die als häutiges und als knorpeliges Primordialcranium und als knöcherne Schädelkapsel unterschieden werden.

17) Das häutige Primordialcranium besteht

1) aus dem vordersten Ende der Chorda, welche bis zum vorderen Rand des Mittelhirnbläschens reicht, und
2) aus einer Bindegewebsschicht, welche sowohl als skeletogene Schicht die Chorda umgiebt als auch nach oben eine häutige Umhüllung um die fünf Hirnblasen liefert.

18) Durch gewebliche Metamorphose des häutigen Primordialcranium nimmt das knorpelige seinen Ursprung.

1) Zu beiden Seiten der Chorda legen sich zuerst zwei Knorpelbalken an, die beiden Parachordalia, welche alsbald von oben und unten die Chorda umwachsen und sich zu einer Knorpelplatte verbinden.
2) Nach vorn von den Parachordalia treten die Rathke'schen Schädelbalken auf, vereinigen sich bald an ihren hinteren Enden mit den Parachordalknorpeln, verbreitern sich an ihren vorderen Enden und erzeugen durch Verschmelzung die Ethmoidalplatte; in ihrer Mitte bleiben sie längere Zeit getrennt und umfassen die Hypophysis (Gegend der Sattelgrube).
3) Von der so entstandenen, knorpeligen Schädelbasis aus greift der Verknorpelungsprocess wie bei der Entwicklung der Wirbelsäule zuerst auf die Seitenwand, zuletzt auf die Decke des häutigen Primordialcranium über und nimmt hierbei zum Theil die höheren Sinnesorgane in sich auf.

19) Bei den Selachiern stellt das knorpelige Primordialcranium eine bleibende Bildung dar und zeigt ziemlich dicke, gleichmässig entwickelte Wandungen; bei den Säugethieren und beim Menschen dagegen ist es nur von kurzem Bestand als Grundlage für die an seine Stelle tretende, knöcherne Schädelkapsel; es ist daher auch weniger vollkommen als bei den Selachiern entwickelt, indem nur Basis und Seitentheile überall knorpelig sind, während die Decke grössere, durch häutige Membranen verschlossene Lücken aufweist.

20) Am knorpeligen Primordialcranium unterscheidet man nach seinem Verhalten zur Chorda dorsalis einen vertebralen (chordalen) und einen evertebralen (prächordalen) Hauptabschnitt, oder man theilt es nach seinen Beziehungen zu den Sinnesorganen in vier Regionen ein (Ethmoidalregion, Orbitalregion, Labyrinthregion, Occipitalregion).

21) Wie sich die Rippen als untere Bogenbildungen zu der Wirbelsäule hinzugesellen, so verbindet sich am Kopf das Visceralskelet mit dem Primordialcranium.

22) Das Visceralskelet setzt sich aus gegliederten Knorpelspangen zusammen, die durch Verknorpelungsprocesse im Gewebe der häutigen

Schlundbogen zwischen den einzelnen Schlund- oder Kiemenspalten entstehen.

23) Die knorpeligen Schlund- oder Visceralbogen sind nur bei niederen Wirbelthieren (dauernd bei den Selachiern) wohl entwickelt und werden nach Verschiedenheiten ihrer Lage und Gestalt als Kieferbogen, Zungenbeinbogen und Kiemenbogen, deren Zahl schwankt, unterschieden.

24) Der Kieferbogen zerfällt in den knorpeligen Oberkiefer (Palatoquadratum) und den knorpeligen Unterkiefer (Mandibulare); der Zungenbeinbogen in das Hyomandibulare, das Hyoid und die unpaare Copula.

25) Bei den Säugethieren und beim Menschen gelangt ein knorpeliges Visceralskelet nur in sehr verkümmertem Zustand zur Entwicklung und wandelt sich hier zu den knorpeligen Anlagen der drei Gehörknöchelchen und des Zungenbeins um.

26) Im häutigen Kieferbogen entsteht
   a. der Ambos, welcher dem Palatoquadratum niederer Wirbelthiere entspricht,
   b. der Hammer, der Repräsentant des Gelenktheils des knorpeligen Mandibulare,
   c. der MECKEL'sche Knorpel, der dem übrigen Abschnitt des Mandibulare entspricht, sich aber später vollständig zurückbildet.

27) Der häutige Zungenbeinbogen liefert
   a. in seinem obersten Theil den Steigbügel,
   b. den Griffelfortsatz,
   c. das Ligamentum stylohyoideum,
   d. das kleine Horn und den Zungenbeinkörper.

28) Der dritte häutige Schlundbogen verknorpelt nur in seinem untersten Abschnitt zum grossen Horn des Zungenbeins.

29) Das Primordialcranium lässt auf keinem Stadium seiner Entwicklung eine Zusammensetzung aus einzelnen Segmenten wie die Wirbelsäule erkennen.

30) Die ursprüngliche Segmentirung des Kopfes spricht sich allein aus in dem Auftreten mehrerer Ursegmente (Muskelabschnitte), in der Anordnung der Hirnnerven und in der Anlage des Visceralskelets.

31) Das Primordialcranium ist also eine unsegmentirte Skeletanlage in einem anderweitig segmentirten Körperabschnitt.

32) Die Verknöcherung des Kopfskelets ist ein viel complicirterer Process, als die Verknöcherung der Wirbelsäule.

33) Während sich an der Wirbelsäule nur Knochen einer Art durch Substitution des Knorpelgewebes entwickeln, haben wir bei der Verknöcherung des Kopfskelets ihrer Entstehung und Herkunft nach zwei verschiedene Arten von Knochen, primäre und secundäre, zu unterscheiden.

34) Die primären Kopfknochen entstehen im knorpeligen Primordialcranium und Visceralskelet, wie die einzelnen Knochenkerne in der knorpeligen Wirbelsäule.

35) Die secundären Knochen, Beleg- oder Deck-Knochen, entstehen ausserhalb des primordialen Kopfskelets in der bindegewebigen Grundlage der Haut und Schleimhaut; sie sind daher Haut- und Schleimhautverknöcherungen und machen bei niederen Wirbelthieren einen Bestandtheil eines über die ganze Oberfläche des Körpers verbreiteten Hautskelets aus.

36) Die Belegknochen entwickeln sich in einzelnen Fällen, die man als die ursprünglichen auffassen kann, durch Verschmelzung der knöchernen Basis zahlreicher, in der Haut und Schleimhaut entstehender Zähnchen.

37) Primäre und secundäre Knochen erhalten sich auf späteren Stadien theils getrennt, theils verschmelzen sie unter einander zu Knochencomplexen, wie das Schläfenbein und Keilbein.

38) Nach Ablauf des Verknöcherungsprocesses erhalten sich vom Primordialcranium nur unbedeutende Reste als knorpelige Nasenscheidewand und als Nasenknorpel.

C. Das Extremitätenskelet.

39) Das Skelet der Gliedmaassen legt sich mit Ausnahme des Schlüsselbeins, dessen Entwicklung manche Eigenthümlichkeiten zeigt, in knorpeligem Zustand an. (Knorpeliger Schultergürtel, knorpeliger Beckengürtel, Knorpel von Arm und Bein.)

40) Die Verknöcherung erfolgt in derselben Weise wie an der Wirbelsäule und am Primordialcranium von Knochenkernen aus unter Zerstörung und Ersatz des Knorpelgewebes durch Knochengewebe.

41) Die kleinen Knorpel der Fuss- und Handwurzel verknöchern zum grösseren Theil von einem Knochenkern aus, die grösseren platten Knorpel des Schulter- und Beckengürtels von mehreren Centren aus.

42) Die knorpeligen Anlagen der Röhrenknochen verknöchern zuerst in ihrer Mitte, welche als Diaphyse bezeichnet wird, während ihre beiden Enden oder die Epiphysen lange Zeit knorpelig bleiben und das Längenwachsthum des Skeletstücks vermitteln.

43) Die knorpeligen Epiphysen beginnen beim Menschen theils im letzten Monat vor der Geburt, theils erst nachher von eigenen Centren aus (Epiphysenkernen) zu verknöchern.

44) Die Verschmelzung der knöchernen Diaphyse und der knöchernen Epiphysen erfolgt erst mit Beendigung des Längenwachsthums des Skelets und des Körpers unter Verdrängung des trennenden Knorpelgewebes.

45) Vor beendetem Wachsthum lassen sich die Röhrenknochen in ein grösseres Mittelstück (Diaphyse) und in zwei kleine, knöcherne Epiphysenscheiben zerlegen.

46) Von der Knorpelanlage eines Röhrenknochens erhält sich nur ein geringer Rest als knorpeliger Ueberzug der Gelenkenden (Gelenkknorpel).

47) Die Markhöhle der Röhrenknochen entwickelt sich durch Resorption der durch Verdrängung des Knorpels zuerst gebildeten, spongiösen Knochensubstanz.

48) Während die Gelenkenden der knorpelig angelegten Knochen von hyalinem Knorpel überzogen sind, zeigen die Gelenkflächen der Knochen bindegewebigen Ursprungs (Belegknochen) einen Ueberzug faseriger Bindesubstanz (Kiefergelenk).

49) Die Form der Gelenkflächen wird beim Embryo schon zu einer Zeit angelegt, wo an eine Einwirkung von Seiten der Musculatur nicht gedacht werden kann.

Literatur.

Entwicklungsgeschichte des Zwerchfells und des Herzbeutels.

M. Cadiat. *Du développement de la partie céphalothoracique de l'embryon, de la formation du diaphragma, des pleures, du péricarde, du pharynx et de l'oesophage. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Vol. XIV. 1878.*

Faber. *Ueber den angeborenen Mangel des Herzbeutels in anatomischer, entwicklungsgeschichtlicher und klinischer Beziehung. Virchow's Archiv. Bd. LXXIV.*

W. His. *Mittheilungen zur Embryologie der Säugethiere und des Menschen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abtheil. 1881.*

Lockwood. *The early development of the pericardium, diaphragm and great veins. Philosophical Transactions of the Royal Academy of London. 1888. Vol. CLXXIX. 1889, u. Proceedings of the Royal Society. XLIII.*

Ravn. *Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethier-Embryonen. Biologisches Centralblatt. Bd. VII. 1887.*

Derselbe. Ueber die Bildung der Scheidewand zwischen Brust- und Bauchhöhle in Säugethier-Embryonen. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889.

Derselbe. Untersuchungen über die Entwicklung des Diaphragmas und der benachbarten Organe bei den Wirbelthieren. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889. Suppl.-Band.

N. Uskow. *Ueber die Entwicklung des Zwerchfells, des Pericardiums und des Coeloms. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XXII. 1883.*

Waldeyer. *Ueber die Beziehungen der Hernia diaphragmatica congenita zur Entwicklungsweise des Zwerchfells. Deutsche medic. Wochenschrift. Nr. 14. 1884.*

Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Gefässe.

A. C. Bernays. *Entwicklungsgeschichte der Atrioventricularklappen. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.*

Boas. *Ueber die Arterienbogen der Wirbelthiere. Morph. Jahrb. Bd. XIII.*

G. Born. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XXXIII. 1889.*

A. Brenner. *Ueber das Verhältniss des N. laryngeus inf. vagi zu einigen Aortenvarietäten des Menschen und zu dem Aortensystem der durch Lungen athmenden Wirbelthiere überhaupt. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.*

Gasser. *Ueber die Entstehung des Herzens bei Vogelembryonen. Archiv f. mikrosk. Anat. Bd. XIV. 1877.*

C. Hasse. *Die Ursachen des rechtzeitigen Eintritts der Geburtsthätigkeit beim Menschen. Zeitschrift f. Geburtshülfe und Gynäkologie. Bd. VI.*

F. Hochstetter. *Ueber die Bildung der hinteren Hohlvene bei den Säugethieren. Anat. Anz. Jahrg. II. Nr. 16.*

Derselbe. Ueber den Einfluss der Entwicklung der bleibenden Nieren auf die Lage des Urnierenabschnittes der hinteren Cardinalvenen. Anat. Anz. Jahrg. III. 1888.

Derselbe. Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische. Morphol. Jahrbuch. Bd. XIII. 1888.

Derselbe. Ueber das Gekröse der hinteren Hohlvene. Anat. Anzeiger. 1888. Bd. III.

Derselbe. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. Morpholog. Jahrbuch. Bd. XIII und XIX.

Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Gefässsystems. Ergebnisse der Anatomie u. Entwicklungsgeschichte von Merkel u. Bonnet. 1892. 1893. Bd. III.

Hoffmann. *Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern. Morpholog. Jahrbuch. Bd. 20.*

Houssay. *Développement et morphologie du parablasta et de l'appareil circulatoire. Arch. de zool. exp. et gen. S. 3. T. 1.*

Laguesse. *Recherches sur le développement de la rate chez les poissons. Journal de l'anatomie et de la physiologie. 1890.*

Lindes. *Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Herzens. Inaug.-Diss. Dorpat 1865.*

J. Marshall. *On the development of the great anterior veins in man and mammalia. Philosoph. Transact. 1850.*

Masius. *Quelques notes sur le développement du cœur chez le poulet. Archives de biologie. T. IX. 1889.*

Maurer. *Die erste Anlage der Milz etc. bei Amphibien. Morphol. Jahrb. Bd. XVI.*

Oellacher. *Ueber die erste Entwicklung des Herzens und der Pericardial- oder Herzhöhle bei Bufo cinereus. Archiv. f. mikrosk. Anat. Bd. VII.*

Peremeschko. *Ueber die Entwicklung der Milz. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Math.-naturw. Abth. Vol. LVI. 1867.*

Carl Rabl. *Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XII.*

H. Rathke. *Ueber die Bildung der Pfortader und der Lebervenen bei Säugethieren. Meckel's Archiv. 1830.*

Derselbe. Ueber den Bau und die Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere. Bericht über das naturhist. Seminar der Universität Königsberg. 1838.

Derselbe. Ueber die Entwicklung der Arterien, welche bei den Säugethieren von dem Bogen der Aorta ausgehen. Archiv f. Anat. und Physiol. Jahrg. 1843.

C. Röse. *Zur Entwicklungsgeschichte des Säugethierherzens. Morpholog. Jahrb. Bd. XV.*

Sabatier. *Observations sur les transformations du système aortique dans la série des Vertébrés. Annales de sc. nat. Sér. 5. T. XIX. 1874.*

Sertoli. *Ueber die Entwicklung der Lymphdrüsen. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss. Vol. LIV. Abth. II. 1866.*

F. J. Schmidt. *Bidrag til Kundskaben om Hjertets Udviklingshistorie. Nordiskt medicinskt Arkiv. Bd. II. 1870.*

H. Strahl *u.* **Carius.** *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Körperhöhlen. Archiv. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1889.*

Türstig. *Mittheilung über die Entwicklung der primitiven Aorten nach Untersuchungen an Hühnerembryonen. Inaug.-Diss. Dorpat 1886.*

E. Wertheimer. *Recherches sur la veine ombilicale. Journal de l'anatomie et de la physiologie. Année XXII. Nr. 1.*

Zimmermann. *Ueber die Kiemenarterienbogen des Menschen. Verhandl. des X. internat. med. Congresses. Berlin 1890. Bd. II.*

Entwicklungsgeschichte des Skelets.

Fr. Ahlborn. *Ueber die Segmentation des Wirbelthierkörpers. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. XL.*

P. Albrecht. *Sur la valeur morphologique de l'articulation mandibulaire, du cartilage de Meckel et des osselets de l'ouie etc. Bruxelles 1883.*

Balfour. *On the development of the skeleton of the paired fins of Elasmobranchii considered in relation to its bearings on the nature of the limbs of the vertebrata. Proceed of the Zool. Soc. of London. 1881.*

K. Bardeleben. *Das Os intermedium tarsi der Säugethiere. Zool. Anz. Jahrg. VI. 1883.*

Derselbe. Ueber neue Bestandtheile der Hand- und Fusswurzel der Säugethiere etc. Jenaische Zeitschrift. Bd. XIX. Suppl.-Heft III.

Baumgarten. *Beitr. z. Entwicklungsgesch. d. Gehörknöchelchen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XL.*

Baumüller. *Ueber die letzten Veränderungen des Meckel'schen Knorpels. Zeitschrift für wissenschaftl. Zool. Bd. XXXII. 1879.*

A. Bernays. *Die Entwicklungsgeschichte des Kniegelenks des Menschen mit Bemerkungen über die Gelenke im Allgemeinen. Morphol. Jahrbuch. Bd. IV. Leipzig 1878.*

Brock. *Ueber die Entwicklung des Unterkiefers der Säugethiere. Zeitschrift f. wissensch. Zoologie. Bd. XXVII.*

Carius. *Ueber die Entwicklung der Chorda und der primitiven Rachenhaut bei Meerschweinchen und Kaninchen. Inaug.-Diss. 1888.*

Corning. *Ueber die sogenannte Neugliederung der Wirbelsäule und über das Schicksal der Urwirbelhöhle bei Reptilien. Morph. Jahrb. Bd. XVII.*

Decker. *Ueber den Primordialschädel einiger Säugethiere. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXXVIII. 1883.*

A. Dohrn. *Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers:*
IV. Die Entwicklung und Differenzirung der Kiemenbogen der Selachier.
V. Zur Entstehung und Differenzirung der Visceralbogen bei Petromyzon Planeri.
VI. Die paarigen und unpaaren Flossen der Selachier.
Mittheilungen aus der Zool. Station zu Neapel. Bd. V.

Dubois. *Zur Morphologie des Larynx. Anatomischer Anzeiger. Jahrgang I.*

Dugès. *Recherches sur l'ostéologie des Batraciens à leurs différents âges. 1834.*

E. Dursy. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfes des Menschen und der höheren Wirbelthiere. 1869.*

von Ebner. *Urwirbel und Neugliederung der Wirbelsäule. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. Mathem.-naturw. Classe. Abth. III. Bd. XCVII.*

F. Frenkel. *Beitrag zur anatomischen Kenntniss des Kreuzbeines der Säugethiere. Jenaische Zeitschr. Bd. VIII. 1873.*

Fraser. *On the development of the ossicula auditus in the higher mammalia. Proceed. of the Royal Soc. of London. Vol. XXXIII.*

August Froriep. *Zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule, insbesondere des Atlas und Epistropheus und der Occipitalregion.*
I. Beobachtung an Hühnerembryonen. Arch. f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1883.
II. Beobachtung an Säugethierembryonen. Arch. f. Anatomie u. Physiologie. 1886.

Derselbe. Ueber ein Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1882.

Gadow. *On the modifications of the first and second visceral arches with especial reference to the homologies of the auditory ossicles. Philosoph. Transactions of the Royal Society of London. 1888. Vol. CLXXIX. 1889. S. 451—487.*

Gegenbaur. *Ueber die Entwicklung der Clavicula. Jenaische Zeitschrift. Bd. I.*

Derselbe. Zur Morphologie der Gliedmaassen der Wirbelthiere. Morphol. Jahrb. Bd. II. 1876.

Derselbe.
1) *Ueber die Kopfnerven von Hexanchus und ihr Verhältniss zur Wirbeltheorie des Schädels. Jenaische Zeitschrift. Bd. VI.*
2) *Das Kopfskelet der Selachier, ein Beitrag zur Erkenntniss der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere. Leipzig 1872.*
3) *Ueber das Archipterygium. Jenaische Zeitschrift. Bd. VII.*
4) *Die Metamerie des Kopfes und die Wirbeltheorie des Kopfskelets. Morphologisches Jahrbuch. Bd. XIII. 1887.*

A. Götte. *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skeletsystems der Wirbelthiere (Brustbein und Schultergürtel). Archiv f. mikrosk. Anatomie. Vol. XIV. 1877.*

G. Gradenigo. *Die embryonale Anlage des Mittelohres, die morphologische Bedeutung der Gehörknöchelchen. Mittheilungen aus dem embryologischen Institute der Universität Wien. 887.*

A. Hannover. *Primordialbrusken og dens Forbening i det menneskelige Kranium for fodselen. Danske Videnskabernes Selskabs Skrifter. Kopenhagen 1880.*

Derselbe. Primordialbrusken og dens Forbening i Truncus og Extremiteter hos Mennesket för Födselen. (Table des matières et extrait en français.) Kjobenhavn 1887.

C. Hasse. *Die Entwicklung des Atlas und Epistropheus des Menschen und der Säugethiere. Anatomische Studien. Bd. I.*

Henke *und* **Reyher.** *Studien über die Entwicklung der Extremitäten des Menschen, insbesondere der Gelenkflächen. Sitzungsberichte der Kaiserl. Akademie der Wissenschaften zu Wien. Bd. LXX. 1875.*

Oscar Hertwig. *Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets der Mundhöhle. Eine vergleichend-anatomische, entwicklungsgeschichtliche Untersuchung. Archiv f. mikrosk. Anatomie. Bd. XI. Supplementheft. 1874.*

C. K. Hoffmann. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere. Niederländisches Archiv f. Zool. Vol. V. 1879.*

Huxley. *Lectures on the elements of comparative anatomy.*

Jacobson. *Archiv f. Anat. u. Physiologie. 1844. Referat im Jahresbericht von Hannover.*

Jacoby. *Ein Beitrag zur Kenntniss des menschlichen Primordialcraniums. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 44.*

Charles Julin. *Recherches sur l'ossification du maxillaire inférieur chez le foetus de la balaenoptera. Archives de biologie. Vol. I. 1880.*

Kann. *Das vordere Chordaende. Inaug.-Diss. Erlangen 1888.*

Keibel. *Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern. Archiv f. Anat. u. Physiologie. Anat. Abth. 1889.*

Theodor Kölliker. *Ueber das Os intermaxillare des Menschen u. die Anatomie der Hasenscharte und des Wolfsrachens. Nova Acta Acad. Leop.-Carol. Bd. XLIII. 1882.*

A. Kölliker. *Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels der Wirbelthiere. Berichte von der Königl. zootom. Anstalt zu Würzburg. Leipzig 1849.*

Kollmann. *Entwicklung der Chorda dorsalis bei dem Menschen. Anatom. Anzeiger. 1890.*

von Kupffer. *Studien zur vergleichenden Entwicklungsgesch. des Kopfes der Kranioten. 1892.*

H. Leboucq. *Recherches sur le mode de disparition de la corde dorsale chez les vertébrés supérieurs. Archives de biologie. Vol. I. 1880.*

Magitot *et* **Robin.** *Mémoire sur un organe transitoire de la vie foetale désigné sous le nom de cartilage de Meckel. Annales des sciences nat. T. XVIII. 1862.*

Masquelin. *Recherches sur le développement du maxillaire inférieur de l'homme. Bulletin de l'Acad. royale de Belgique. 1878. Série 2. T. XLV.*

S. Mollier. *Zur Entwicklung der Selachierextremitäten. Anatom. Anzeiger. 1892. Nr 12.*

Oken. *Ueber die Bedeutung der Schädelknochen. Jena 1807.*

W. K. Parker *u.* **Bettany.** *Die Morphologie des Schädels. Deutsche Ausg. von Vetter. 1879.*

Perenyi. *Entwicklung der Chorda dorsalis bei Torpedo marmorata. Berichte der Acad. d. Wissensch. zu Budapest. Bd. IV u. V.*

Karl Rabl. *Ueber das Gebiet des Nervus facialis. Anatom. Anzeiger. Jahrg. II. 1887.*
Derselbe. Theorie des Mesoderms. Morph. Jahrb. Bd. XIX. 1892.
C. Reichert. *Ueber die Visceralbogen der Wirbelthiere im Allgemeinen und deren Metamorphose bei den Vögeln und Säugethieren. Archiv f. Anat. u. Physiologie. 1837.*
E. Rosenberg. *Untersuchungen über die Occipitalregion des Cranium und den proximalen Theil der Wirbelsäule einiger Selachier. Dorpat 1884.*
Derselbe. Ueber die Entwicklung der Wirbelsäule und das Centrale carpi des Menschen. Morpholog. Jahrb. 1875. Bd. I.
Ruge. *Untersuchungen über Entwicklungsvorgänge am Brustbein und an der Sternoclavicularverbindung des Menschen. Morphol. Jahrb. Bd. VI. 1880.*
W. Salensky. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der knorpeligen Gehörknöchelchen bei Säugethieren. Morphol. Jahrb. Bd. VI.*
Schwegel. *Die Entwicklungsgeschichte der Knochen des Stammes und der Extremitäten mit Rücksicht auf Chirurgie, Geburtskunde und gerichtliche Medicin Sitzungsberichte der Kaiserl. Akad. d. Wissensch. zu Wien. Mathem.-naturw. Classe. 1858.*
H. Spöndli. *Ueber den Primordialschädel der Säugethiere und des Menschen. Inaug.-Diss. Zürich 1846.*
Stöhr. *Zur Entwicklungsgeschichte des Kopfskelets der Teleostier. Festschrift d. medicin. Facultät Würzburg. Leipzig 1882.*
Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte des Urodelenschädels. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXXIII. 1879.
Derselbe. Zur Entwicklungsgeschichte des Anurenschädels. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XXXVI. 1881.
Derselbe. Ueber Wirbeltheorie des Schädels. Sitzungsberichte d. Physik.-med. Gesellschaft zu Würzburg. 1881.
Wiedersheim. *Ueber die Entwicklung des Schulter- und Beckengürtels. Anatomischer Anz. Jahrg. IV, 1889, und Jahrg. V, 1890.*
Derselbe. Das Gliedmassenskelet der Wirbelthiere. 1892.
Zondek. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 44. 1895.*

Ausser den die Entwicklung einzelner Organsysteme behandelnden Schriften sind noch folgende grössere, monographische Werke anzuführen:

Entwicklungsgeschichte des Menschen.

Coste. *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés. 1847—1859.*
Erdl. *Die Entwicklung des Menschen und Hühnchens im Eie. Leipzig 1845.*
Ecker. *Icones physiologicae. Leipzig 1851—1859.*
His. *Anatomie menschlicher Embryonen.*
Heft I. Embryonen des ersten Monats. Leipzig 1880.
Heft II. Gestalt und Grössenentwicklung bis zum Schluss des zweiten Monats. Leipzig 1882.
Heft III. Zur Geschichte der Organe. Leipzig 1885.

Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere.

Balfour. *A monograph on the development of Elasmobranch fishes. London 1878.*
C. E. von Baer. *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere. Beobachtung und Reflexion. Königsberg 1828 u. 1837.*
Bischoff. *Entwicklungsgeschichte des Kaninchens. Braunschweig 1842.*
Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Hundeeies. 1845.
Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens. 1852.
Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Rehes. 1854.
Bonnet. *Beiträge zur Embryologie der Wiederkäuer, gewonnen am Schafei. Archiv f. Anat. u. Physiol. Anat. Abth. 1884 u. 1889.*
Cattaneo. *Embriologia e morfologia generale. Milano 1894.*
Duval. *Atlas d'embryologie. Paris 1889.*
Götte. *Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig 1875.*
Derselbe. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges. 1890.
B. Hatschek. *Studien über Entwicklung des Amphioxus. Arbeiten aus dem Zool. Inst. der Universität Wien. 1882.*
Hensen. *Beobachtungen über die Befruchtung und Entwicklung des Kaninchens und Meerschweinchens. Zeitschrift f. Anatomie und Entwicklungsgeschichte von His und Braune. Bd. I. 1876.*
W. His. *Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Die erste Entwicklung des Hühnchens im Ei. Leipzig 1868.*
Hubrecht. *Studies in mammalian embryology. Quart. Journ. of Microsc. Science. N. S. Vol. XXX.*
A. Milnes Marshall. *Vertebrata Embryologie. A text-book for Students. London Smith, Elder u. Co. 1893.*
Fr. Merkel. *Menschliche Embryonen verschiedenen Alters, auf Medianschnitten untersucht. Ein Beitrag zur Mechanik der Entwicklung.*
Rathke. *Entwicklungsgeschichte der Natter. Königsberg 1839.*
Remak. *Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Berlin 1855.*
L. Roule. *L'embryologie générale. Paris 1892.*
Selenka. *Studien über Entwicklungsgeschichte der Thiere. Wiesbaden 1886 etc.*
M. Schultze. *Die Entwicklungsgeschichte von Petromyzon Planeri. 1856.*
Rich. Semon. *Zur Entwicklungsgeschichte der Monotremen. Denkschr. d. med. Gesellsch. zu Jena. Bd. V.*

Als ausführliches Literaturverzeichniss embryologischer Arbeiten ist zu erwähnen:

Ch. Sedgwick Minot. *A bibliography of vertebrata embryology. Boston 1893.*

Register.

Pierer'sche Hofbuchdruckerei. Stephan Geibel & Co. in Altenburg.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena. — 5971















